Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Anatomisch - physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt.

II. Über wassersecernirende und -absorbirende Organe

(II. Abhandlung)

von

Prof. Dr. **G. Haberlandt** in Graz.

(Mit 4 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Jänner 1895.)

Im vorliegenden zweiten Theile[1] dieser Untersuchung sollen zunächst die mit Gefässbündelenden in Verbindung stehenden Hydathoden besprochen werden. Es kommen hierbei zwei Haupttypen in Betracht, nämlich die spaltöffnungslosen Hydathoden vieler Farnblätter und die mit Wasserspalten und meistens auch mit Epithemgewebe versehenen Hydathoden so vieler phanerogamer Gewächse.

D. Die Hydathoden der Farnblätter.

Bei vielen Farnen (*Polypodium*-, *Aspidium*-, *Nephrolepis*-Arten etc.) treten bekanntlich auf den Blattoberseiten über den Gefässbündelendigungen mehr oder minder seichte Grübchen auf, in welchen Wassertropfen ausgeschieden werden. Bei manchen Arten (z. B. bei *Polypodium nigrescens*) trifft man diese Hydathoden über die ganze Blattoberseite gleichmässig zerstreut an, bei anderen Arten (z. B. *Polypodium aureum*) kommen sie hauptsächlich längs der Blattränder, eine continuirliche Reihe bildend, vor.

---

[1] Vergl. diese Sitzungsber., Bd. CIII, Abth. I, Juni 1894.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ihren anatomischen Bau habe ich namentlich bei *Polypodium aureum* genauer studirt.

Das kolbig angeschwollene, verbreiterte Gefässbündelende liegt hier, wie in den meisten Fällen, unmittelbar unter der drüsig ausgebildeten Epidermis (Taf. IV, Fig. 1). Es besteht hauptsächlich aus Tracheiden, deren Wände mit breit spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind; dazwischen treten plasmareiche, grosskernige Parenchymzellen auf, allerdings in spärlicher Anzahl und meist auf der Oberseite des Bündels. Auf der Unterseite desselben lässt sich ein stark reducirter Leptomtheil wahrnehmen, von dem ich es dahingestellt sein lasse, ob er noch englumige Siebröhren enthält, oder bloss aus Cambiformzellen, respective Leptomparenchymzellen besteht.[1] Das ganze Bündelende wird von einer Endodermis umscheidet, welche oberseits direct an die epidermale Drüsenzelllage grenzt. Ihre radialen Wände sind mit einem breiten cutinisirten Bande versehen, die tangentialen Wände sind unverkorkt. Die an die Endodermis angrenzenden Parenchymzellwände sind mit Ausnahme zweier seitlicher Durchlassstellen ziemlich stark verdickt. Nach innen zu grenzt an die Endodermis eine aus tangential stark abgeplatteten, plasmareichen Zellen bestehende Parenchymzelllage (Strasburger's »inneres Phloeoterma«), deren genetische Zusammengehörigkeit mit der Endodermis auch noch im ausgebildeten Zustande sofort erkennbar ist.

Dieses Bündelende wird nun von der epidermalen, wasserausscheidenden Drüsenzellschicht bedeckt. Die Form ihrer Zellen weicht von jener der angrenzenden typischen Epidermiszellen sehr ab. Sie sind von prismatischer Gestalt, ungefähr $1^1/_2$-mal so hoch als breit, mit zarten Seiten- und Innenwänden versehen, wogegen die Innenwände der Epidermiszellen sehr stark verdickt und getüpfelt sind (Taf. IV, Fig. 1, 2). Auch die Aussenwände der Drüsenzellschicht sind bedeutend dünner als jene der Epidermiszellen. Nach Behandlung mit Jod-Jod-

[1] Nach G. Poirault (Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires, Annales des sciences nat. Bot. T. XVIII, p. 113 ff. 1893) sollen die Gefässbündelenden der Farnblätter noch Siebröhren enthalten. Vergl. auch Strasburger, »Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen«. Jena 1891, S. 451 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

kalium und Schwefelsäure färben sich die Aussenwände der Epidermis bis auf die Cuticula schön blau, während jene der Drüsenzellen, wenn sie auch ebenso rasch verquellen, nur eine ganz schwache, bläuliche Färbung annehmen. Auch die Drüsenzellschicht ist von einer zwar zarten, doch wohlausgebildeten, in Schwefelsäure unlöslichen Cuticula überzogen.

Die Drüsenzellen zeichnen sich gegenüber den angrenzenden Epidermiszellen durch ihren grossen Plasmareichthum aus; die Zellkerne, welche bedeutend grösser sind, als jene der Epidermis, liegen im unteren Theile der Zellen, ohne den Innenwänden ganz anzuliegen (Taf. IV, Fig. 2). Sie sind von kleinen, rundlichen Leukoplasten umlagert, die Stärkekörnchen enthalten. Erstere sind nicht vollkommen farblos, sondern zeigen eine blassgelbliche Färbung.

Im Buitenzorger botanischen Garten gehört die Wasserausscheidung seitens der Blätter verschiedener Farne zu den auffallendsten und schönsten Erscheinungen dieser Art. Grosse Tropfen sitzen frühmorgens in gleichen Abständen längs der Blattränder oder vertheilen sich gleichmässig über die ganze Blattoberseite. Einen Druckversuch habe ich erst im Grazer botanischen Institute durchgeführt; es wurde dazu die Blattfieder eines schon ausgewachsenen, aber noch jüngeren Blattes von *Polypodium aureum* verwendet. Die Hydathoden wurden auf einer Seite der Fieder durch Bepinseln mit sublimathältigem Alkohol vergiftet. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 28 *cm*. Nach 24 Stunden traten über sämmtlichen nicht vergifteten Hydathoden stecknadelkopfgrosse Wassertropfen auf, während die vergifteten, die eine bräunliche Färbung zeigten, vollkommen trocken blieben. Daraus geht also hervor, dass auch bei diesem Typus der Hydathoden die Wasserausscheidung kein einfacher Filtrationsprocess ist, sondern auf activer Wasserauspressung seitens der epidermalen Drüsenzelllage beruht, welche das Bündelende bedeckt.

E. Hydathoden mit Epithemen und Wasserspalten.

Nach den bisher mitgetheilten Beobachtungen und Erfahrungen war es eine naheliegende Vermuthung, dass auch

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die Wasserausscheidung durch Wasserspalten mit typisch ausgebildeten Epithemen über den Gefässbündelenden kein einfacher Filtrationsprocess sei, dass vielmehr das sogenannte Epithem, dessen Function bisher räthselhaft geblieben war, als vielzellige innere Wasserdrüse fungire und so wie die einzelligen Hydathoden von *Gonocaryum* und *Anamirta*, wie die Keulenhaare von *Phaseolus multiflorus* etc., activ Wasser auspresse. Der Unterschied gegenüber den »äusseren Wasserdrüsen« bestünde bloss darin, dass die Zellen des Epithems das Wasser nicht direct nach aussen, sondern in das zwischen ihnen befindliche Intercellularsystem pressen, von wo aus es dann durch die Wasserspalten seinen Weg nach aussen findet. Diese Vermuthung wurde durch die Untersuchungen, welche ich in Buitenzorg über die Hydathoden von *Conocephalus*-Arten und einer *Ficus*-Art anstellte, bestätigt. Fortgesetzte Untersuchungen mit anderen Pflanzen, speciell mit *Fuchsia*, lehrten aber, dass das für *Conocephalus* und *Ficus* erhaltene Resultat nicht zu verallgemeinern ist.

Conocephalus ovatus Tréc.

Die Arten der zu den Moraceen gehörigen Gattung *Conocephalus* sind in Ostindien und im malayischen Archipel einheimische Lianen mit grossen, lederartigen, ungetheilten Blättern. *Conocephalus ovatus* Tréc. (*C. suaveolens* var. *ovatus* Miq.)[1] kommt nach Miquel auf Java und Luzon vor; ich habe diese oder eine nahe verwandte Art in der Schlucht des Tjiapus auf dem Salak bei Buitenzorg angetroffen. Zu meinen Untersuchungen und Experimenten benützte ich die im Lianenquartier des Buitenzorger Gartens vortrefflich gedeihenden Exemplare dieses interessanten Kletterstrauches.

Bei keiner anderen Pflanze war die nächtliche Wasserausscheidung seitens der Hydathoden so constant und schön zu beobachten, wie bei der in Rede stehenden Liane. An jedem Morgen traten auf den Blattoberseiten in ziemlich regelmässiger Vertheilung zahlreiche grosse Wassertropfen auf, die, wenn man an dem Stamme zerrte, gleich einem Regenschauer auf

[1] Vergl. Fr. A. G. Miquel, Flora Indiae batavae, I. B., 2. Theil, S. 284.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

den Beobachter herabfielen. Schon mit freiem Auge liess sich constatiren, dass die Tropfen über kleinen Grübchen sitzen, worunter man bei mikroskopischer Betrachtung die scharf-differencirten Epithem-Hydathoden findet.

Bevor ich nun zur näheren Beschreibung dieser Wasser-ausscheidungsorgane übergehe, habe ich mit einigen Worten den Bau der Blätter zu skizziren. Auf der Oberseite des Blattes tritt unter der flachzelligen Epidermis ein zweischichtiges Wassergewebe auf, dessen obere Lage aus mehr flachen Zellen besteht, während die Zellen der unteren Lage ungefähr doppelt so hoch als breit sind. In dieser Schicht treten sehr grosse, gegen das Palissadengewebe zu vorgewölbte Schleimzellen mit einseitig verdickten (und verschleimten) Wänden auf. Auch zweischenkelige Cystolithen kommen in dieser Zelllage vor, doch sind sie noch häufiger in tangential ungetheilt bleibenden Epidermiszellen, und zwar auf beiden Blattseiten, enthalten. — Auf das Wassergewebe folgt das aus zwei Schichten bestehende, typisch ausgebildete Palissadengewebe, worunter sich noch das 5—6-schichtige Schwammparenchym befindet, dessen Zellen meist so aufeinandergefügt sind, dass die Intercellularräume senkrecht zur Blattfläche orientirte weite Canäle bilden. Die unterseitigen Epidermiszellen sind in der Regel tangential getheilt, so dass es zur Bildung eines einschichtigen, ziemlich ungleich hohen Wassergewebes kommt, welches dem oberseitigen Wassergewebe gegenüber allerdings stark zurücktritt.

Die dick scheibenförmigen, nach innen zu mehr minder verbreiterten Epitheme der Hydathoden liegen stets über Knotenpunkten des Gefässbündelnetzes, oder stellen, besser gesagt, selbst solche Punkte vor, indem meist 1—3 etwas stärkere und ausserdem stets auch mehrere ganz zarte Gefäss-bündel, respective Tracheidenbündel in das Epithem hinein-münden und in demselben enden.

Nur selten kommt es vor, dass sich ein stärkeres Leit-bündel unter dem Epithem weitererstreckt und bloss ein kleines Büschel von Tracheiden in das genannte Gewebe eintreten lässt.[1]

[1] Ganz ähnliche topographische Beziehungen der Epithemgruppen zum Gefässbündelnetz beschreibt de Bary für die Blätter verschiedener *Ficus*-Arten. (Vergl. Anatomie, S. 392.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

So repräsentirt also jedes Epithem, beziehungsweise jede Hydathode die gemeinschaftliche Endstation mehrerer grösserer und kleinerer Auszweigungen des Wasserleitungssystems. Die Anzahl dieser Organe beträgt durchschnittlich 4—5 pro Quadratcentimeter, so dass die gesammte Blattoberseite mehrere Hundert trägt.

Das Gewebe des Epithems zeichnet sich durch seine auffallende Kleinzelligkeit und scharfe Differencirung gegenüber dem angrenzenden Blattgewebe aus (Taf. I, Fig. 1). Mit Rücksicht auf die Gestalt seiner Zellen und die Anordnung der Intercellularräume erinnert es lebhaft an typisches Schwammparenchym (Fig. 2). Es ist farblos, doch besitzen seine Zellen nicht bloss einen »wässerigen Inhalt«; nach geeigneter Fixirung und Färbung erkennt man die Plasmakörper und verhältnissmässig sehr grossen Zellkerne der Epithemzellen auf den ersten Blick und nun tritt der drüsige Charakter im histologischen Bau des ganzen Gewebes sehr deutlich hervor. Besonders intensive Kernfärbung erzielte ich mit Böhmer's Hämatoxylinlösung. Die runden Kerne sind ebenso gross, wie jene der angrenzenden Palissadenzellen, obgleich diese letzteren ein 15—20-fach so grosses Volumen besitzen, wie die Zellen des Epithems. — Mit Ausnahme der obersten Zelllagen sind die Wände dieses Gewebes verholzt, wie die Rothfärbung bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutlich erkennen lässt.

Die Tracheiden der in die Hydathode einmündenden Gefässbündelzweige enden theils direct zwischen den typischen Epithemzellen, theils schieben sich längsgestreckte, zarte glattwandige Elemente zwischen sie ein, welche dann allmälig in das kleinzellige Gewebe des Epithems übergehen.[1]

Nach unten zu, wie an den Seiten, wird das Epithem von einer parenchymatischen Scheide lückenlos eingehüllt, so dass das Intercellularsystem des genannten Gewebes mit dem Durchlüftungssystem des Assimilationsgewebes nicht in Verbindung steht. Überdies sind die direct an das Epithem grenzenden Innenwände dieser Parenchymscheide, namentlich gegen die Oberseite zu, verkorkt, beziehungsweise unlöslich in

[1] Vergl. de Bary, l. c., p. 391.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schwefelsäure. Wie aus Fig. 1 hervorgeht, erweist sich die parenchymatische Epithemscheide als unmittelbare Fortsetzung der Leitparenchymscheide des starken Gefässbündels, das in das Epithem eintritt. Ob daraus die naheliegende Folgerung abzuleiten ist, dass das Epithem in morphologischer Hinsicht zum Gefässbündel gehört, aus Elementen desselben phylogenetisch hervorgegangen ist, lasse ich dahingestellt. (In anderen Fällen, so z. B. bei *Tropaeolum majus*, ist dagegen das Epithem jedenfalls aus dem Assimilationsgewebe hervorgegangen).

Was schliesslich die das Epithem bedeckende Epidermis betrifft, so ist dieselbe, abgesehen von den Randpartien, wo noch tangentiale Theilungen eintreten, bloss einschichtig, plasmareich, relativ grosskernig und mit sehr zarten, vorgewölbten Aussenwandungen versehen, so dass die Annahme naheliegt, dass auch sie an der Wassersecretion betheiligt ist. Die Wasserspalten, welche die Fähigkeit, sich zu schliessen, verloren haben, sind etwas eingesenkt und besitzen hohe, doch schmale Schliesszellen, die bloss mit äusseren Cuticularleisten versehen sind (Taf. I, Fig. 3 und 4). Jede Hydathode besitzt 30—40 Wasserspalten, die ziemlich gleichmässig vertheilt sind und nur am Rande etwas dichter angeordnet erscheinen.

Die Menge des von diesen Wasserausscheidungsorganen in einer Nacht secernirten Wassers ist, wie schon oben erwähnt wurde, eine sehr beträchtliche. Ein ausgewachsenes, mit grossen, isolirten Wassertropfen bedecktes Blatt wurde morgens 7 Uhr vorsichtig abgeschnitten, ins Laboratorium gebracht und gewogen. Sein Gewicht betrug 13·02 *g*, nach sorgfältiger Abtrocknung 10·26 *g*. Das Blatt hatte also in einer Nacht 2·76 *g* Wasser ausgeschieden, d. h. 26% seines eigenen Gewichtes.[1]

[1] In einer von Unger (diese Sitzungsberichte, Bd. 25, 1858, S. 441 ff.) mitgetheilten Versuchsreihe schieden sechs ausgewachsene Blätter von *Richardia aethiopica* in 11 Tagen 26·5 *g* Flüssigkeit aus; in einer zweiten Versuchsreihe secernirten vier Blätter in 10 Tagen 36 *g*. Die ausgeschiedene Flüssigkeitsmenge betrug demnach bloss 0·4, respective 0·9 *g* pro Blatt und Tag. Dagegen betrug nach Duchartre (citirt bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, S. 175) die von *Colocasia antiquorum* in einer Nacht gesammelte Flüssigkeit 22·6 *g*.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Herr Dr. van Romburgh, Vorstand des agriculturchemischen Laboratoriums des Buitenzorger Institutes, war so gütig, auf mein Ersuchen hin eine quantitative Bestimmung des Gehaltes der von den Blättern von *Conocephalus ovatus* ausgeschiedenen Flüssigkeit an festen Bestandtheilen, sowie den Aschengehalt zu bestimmen; 17·8 *g* des von mir gesammelten, nur ganz schwach trüben Secretes gaben bei 100° C. einen Rückstand von 0·008 *g*, d. i. 0·045%. Nach dem Glühen blieben 3·5 *mg*, d. i. 0·02% Asche zurück.[1] Beim Einäschern machte sich ein Geruch nach verbranntem Zucker bemerklich, was auf das Vorhandensein organischer Salze schliessen lässt. Die Fehling'sche Flüssigkeit wurde durch das Secret nicht reducirt, auch nicht nach Behandlung mit Salzsäure.

Jedenfalls geht daraus so viel hervor, dass die von den Blättern allnächtlich ausgeschiedene Flüssigkeitsmenge keine nennenswerthen Mengen von stickstofflosen oder stickstoffhältigen Endproducten des Stoffwechsels enthält. Es handelt sich der Pflanze bei der Secretion wirklich bloss um Entfernung des durch den Wurzeldruck emporgepressten Wassers.

Um zu prüfen, ob die Epitheme der Hydathoden von *Conocephalus* das Wasser bloss zufolge geringen Filtrationswiderstandes hindurchtreten lassen, oder ob sie dasselbe als Wasserdrüsen activ hervorpressen, wurden in gleicher Weise, wie dies bereits im I. Theile dieser Abhandlung beschrieben wurde, Vergiftungsversuche mit sublimathältigem Alkohol durchgeführt.

Am 12. Jänner 1892 wurde mit dieser Versuchsreihe begonnen, die erst Mitte Februar ihren Abschluss fand. Gewöhnlich bepinselte ich um die Mittagszeit herum, vor Beginn der nachmittägigen Gewitterregen die betreffenden Blätter auf ihrer Oberseite mit der 0·1%igen alkoholischen Sublimatlösung, und zwar zumeist bloss die eine Blatthälfte, um die andere intacte Hälfte als Controlobject beobachten zu können. Die

[1] Ganz ähnliche Zahlen gibt Unger (l. c. S. 126) für *Zea Mays* an. Die von den Blättern ausgeschiedene Flüssigkeit enthielt 0·05% fixe Bestandtheile und 0·027% Asche. Die von *Colocasia antiquorum* secernirte Flüssigkeit enthielt 0·056% feste Bestandtheile und bloss 0·008% Asche. Für *Brassica cretica* wurden 0·1% feste Bestandtheile und 0·042% Asche ermittelt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Versuchsblätter blieben stets im Verbande mit der ganzen Pflanze; die Versuche wurden nämlich im Freien auf dem den *Conocephalus*-Arten im Lianenquartier des botanischen Gartens zugewiesenen Standorte durchgeführt. Die Versuchsblätter waren also stets dem normalen Wurzeldruck unterworfen, was die Beweiskräftigkeit der Versuchsergebnisse nur erhöhen kann. Versuche mit abgeschnittenen Blättern unter Anwendung von Quecksilberdruck lassen sich bei dieser Pflanze aus dem Grunde nicht anstellen, weil aus den auch im Blattstiele reichlich vorhandenen Schleimzellen so viel Schleim austritt, dass durch denselben die angeschnittenen Tracheen alsbald verstopft werden.

In den meisten Fällen blieben die mit der alkoholischen Sublimatlösung bepinselten Blatthälften vollkommen frisch, grün und gesund; bloss die Epitheme der Hydathoden wurden getödtet, was sich bei Betrachtung mit der Loupe durch ihre Braunfärbung zu erkennen gab. Am nächsten Morgen zeigte sich dann jedesmal dieselbe auffallende Erscheinung: Die bepinselte Blatthälfte war ober- und unterseits vollkommen trocken, während die intacte Hälfte oberseits in normaler Weise mit grossen, ausgeschiedenen Wassertropfen bedeckt war. Dafür trat in der bepinselten Blatthälfte eine oft sehr weitgehende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser ein, welche in der intacten Hälfte nur an ganz vereinzelten Stellen zu beobachten war. Die Injection der Blattintercellularen mit Wasser war übrigens von keinem dauernden Schaden begleitet. Im Laufe des Vormittags, wenn die Blätter stärker zu transpiriren begannen, verschwand dieselbe allmälig, um sich am nächsten Morgen, bei abermals ausbleibender Wasserausscheidung, von Neuem einzustellen.

Das Ergebniss dieser wiederholt durchgeführten Vergiftungsversuche lässt also keinen Zweifel darüber aufkommen dass die Epitheme der Hydathoden von *Conocephalus* in der That als Wasserdrüsen fungiren, dass sie das Wasser activ auspressen und nicht etwa zufolge ihres geringen Filtrationswiderstandes durchtreten lassen. Denn dieser letztere könnte durch das Absterben des

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Epithems nur verringert, unmöglich aber so beträchtlich erhöht werden, dass die Druckfiltration ganz unterbleibt.

Die Laubblätter von *Conocephalus*, deren Hydathoden durch Bepinseln mit alkoholischer Sublimatlösung getödtet wurden, reagirten auf diesen Eingriff nach einigen Tagen noch auf eine andere, höchst merkwürdige Art. Auf den bepinselten Blatthälften entstanden nämlich zum Ersatze der vergifteten Hydathoden ganz neue Wasserausscheidungsorgane von wesentlich anderem histologischen Bau, wie sie im normalen Entwicklungsgange der Pflanze niemals auftreten.

Am dritten bis vierten Tage nach Beginn des Versuches waren an zahlreichen Stellen über den Gefässbündeln kleine Knötchen zu beobachten, die sich alsbald zu stecknadelkopfgrossen, weissen Protuberanzen entwickelten. Ihr Aussehen erinnerte lebhaft an die an submersen Zweigen (z. B. von *Sambucus*) auftretenden Lenticellen, deren weisses Füllgewebe oft weit heraustritt. Uber diesen endogen entstandenen Adventivorganen, die in sehr grosser Zahl gebildet wurden und dem betreffenden Blatte ein sehr eigenthümliches Aussehen verliehen, traten nun an jedem Morgen ziemlich grosse Wassertropfen auf; das Blatt nahm die durch die Vergiftung der ursprünglichen Hydathoden unterbrochene Wasserausscheidung wieder auf und dementsprechend unterblieb nun auch die Injection der Intercellularräume des Mesophylls mit Wasser. Die neugebildeten Organe waren also vollkommen im Stande, die getödteten Epithem-Hydathoden in ihrer Function zu ersetzen.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrte, dass die adventiven Hydathoden nicht an beliebigen Stellen oberhalb des Gefässbündelnetzes entstehen, sondern nur dort, wo sich auf dem noch jungen, unausgewachsenen Blatte Gruppen von eigenthümlichen Drüsenhaaren befunden haben, welche am ausgewachsenen Blatte vertrocknet sind (Taf. I, Fig. 5). Jede solche Gruppe besteht aus 10—15 Haaren, von denen jedes eine plasmareiche Fusszelle, einen kurzen Stiel und ein unregelmässig geformtes, 3—6-zelliges Köpfchen besitzt. Die Cuticula dieses letzteren wird durch ein schleimiges, homogenes Secret, das sich mit Methylviolett intensiv färbt, blasig abge-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

hoben. Schliesslich ergiesst sich der Schleim aus einem Riss der Cuticula auf die Oberfläche des Blattes. Niemals habe ich über diesen Drüsengruppen Tropfenausscheidung beobachtet, auch nicht an jungen Blättern; offenbar hat man sie bloss als Colleteren zu betrachten, worauf ja auch ihr ganzer Bau und ihre Schleimsecretion hinweist.

Unter diesen längst abgestorbenen Schleimdrüsen entstehen endogen die adventiven Hydathoden. Hauptsächlich sind es die Leitparenchymzellen, welche das Gefässbündel umscheiden (Fig. 6, 7), dann aber auch die darüberbefindlichen Palissadenzellen (Fig. 8) und am Rande auch Wassergewebszellen (Fig. 9), welche zu langen, wurzelhaarähnlichen Schläuchen auswachsen, das darüber befindliche Wassergewebe sammt der Epidermis durchbrechen und nun jene weissen pinselförmigen Protuberanzen bilden, als die sie dem unbewaffneten Auge erscheinen. Die an ihren Enden nicht selten keulig angeschwollenen Schlauchzellen besitzen einen farblosen Plasmabelag mit rundlichem Zellkern. Die Chlorophyllkörner der zu Schläuchen auswachsenden Palissadenzellen degeneriren gewöhnlich schon vorher, oder bleiben höchstens in den unteren Theilen der Schläuche erhalten, die sich durch Querwände von den farblosen oberen Theilen abtrennen. Überhaupt treten in der basalen Partie des ganzen Organs ziemlich häufige Quer- und auch Längstheilungen auf.

Wenn an der Bildung dieser Organe in erster Linie die Leitparenchymscheiden der Gefässbündel betheiligt sind — und dies ist der häufigste Fall, — so ist der unmittelbare Anschluss an das Wasserleitungssystem von selbst gegeben. Aber auch dann, wenn die das Wasser ausscheidenden Schlauchzellen bloss aus Wassergewebszellen hervorgehen, zeigen die darunter befindlichen, direct an die parenchymatische Scheide grenzenden Palissadenzellen ein beträchtliches Wachsthum und werden zu farblosen oder wenigstens sehr chlorophyllarmen Schläuchen, die die Verbindung mit dem Leitbündel herstellen (Fig. 9).

So zweckmässig die soeben besprochenen Adventiv-Organe gebaut sind und so vollkommen sie auch die vergifteten Epithem-Hydathoden zu ersetzen vermögen, so erweisen sie sich doch selbst in einem so feuchten Klima wie das von West-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Java, speciell von Buitenzorg, als zu empfindliche Organe, welche namentlich gegen Austrocknung zu wenig geschützt sind. Nachdem sie ungefähr eine Woche lang allnächtlich Wasser ausgeschieden haben, gehen sie allmälig zu Grunde — augenscheinlich durch Vertrocknung — die sich bräunenden Schlauchzellen collabiren, und an der Basis des Organs wird durch Auftreten zahlreicher tangentialer Theilungen die Bildung von Wundkork eingeleitet.

Mit dem Zugrundegehen der zarten Adventiv-Hydathoden gibt aber das Blatt den Kampf gegen die Wirkungen des starken Wurzeldruckes noch nicht auf. Da es das überschüssige Wasser nicht mehr ausscheiden kann, so hilft es sich durch Erweiterung seines Inundationsgebietes, d. h. es bildet auf seiner Unterseite durch Wucherungen der Epidermis und namentlich der darunter befindlichen Wassergewebsschicht zahlreiche ein- und mehrzellige Wasserblasen aus, welche mit freiem Auge betrachtet an die gleichnamigen Organe der Blätter und Stengel von *Mesembryanthemum crystallinum* erinnern. Gewöhnlich beginnt diese Erweiterung des unterseitigen Wasserreservoirs mit einer papillösen Verstülpung der Nebenzellen der Spaltöffnungen (Taf. I, Fig. 11).

Bald aber wachsen an zahlreichen Stellen auch die Wassergewebszellen mächtig heran, besonders in radialer Richtung, es treten tangentiale Theilungen ein, die Epidermis, deren Zellen selbst lebhaftes Wachsthum zeigen, wird mit emporgehoben und so kommen die wasserhellen Papillen und Blasen zu Stande, welche in verschiedener Grösse die Unterseite des Blattes (Fig. 10, 12) bedecken.

Diese Wucherungen setzen sich in der Regel auch auf die intacte Blatthälfte fort, während die Adventiv-Hydathoden strenge auf jene Partien des Blattes beschränkt sind, deren ursprüngliche Wasserausscheidungsorgane vergiftet wurden.

So kann nun das Blatt noch eine Zeitlang weiterleben, ohne auffallende Zeichen einer allgemeinen Schädigung an den Tag zu legen. Allmälig nimmt es aber doch ein kränkelndes Aussehen an, wenn auch während der Dauer meines Buiten-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zorger Aufenthaltes nicht ein einziges Blatt, dessen Hydathoden vergiftet wurden, thatsächlich zu Grunde ging.[1]

Um festzustellen, ob die ursprünglichen, mit Epithemen ausgerüsteten Hydathoden von *Conocephalus* vielleicht auch als wasserabsorbirende Organe fungiren, wurden im Laboratorium auf einem abgeschnittenen und etwas welken Blatte, das zuvor gewogen worden, den einzelnen Hydathoden Wassertropfen aufgesetzt und dann eine mit nassem Filterpapier ausgekleidete Glasglocke darüber gestülpt. Nach sechs Stunden waren die aufgesetzten Wassertropfen noch ebenso gross wie am Anfang, das Blatt war nicht turgescenter und auch nicht schwerer geworden. Daraus folgt also, dass die Epithem-Hydathoden von *Conocephalus* kein Wasser absorbiren, ein Satz, der wahrscheinlich auf alle derartig gebauten, d. h. mit Epithemen und Wasserspalten versehenen Apparate auszudehnen sein wird. Ich selbst habe hierüber keine weiteren Versuche angestellt.

Bei *Conocephalus ovatus* war die nächtliche Tropfenausscheidung am schönsten und reichlichsten zu beobachten. Nur die alten Blätter secerniren wenig oder gar nicht mehr. Am 28. Jänner war um 7 Uhr Früh an einem langen Zweige noch das 12. Blatt, von oben an gezählt, sehr stark betropft; erst das 13. zeigte eine blos schwache Benetzung. An demselben Morgen waren bei *Conocephalus suaveolens* die jüngsten Blätter, die bereits entfaltet, respective ausgewachsen waren, stark betropft, das 4. und 5. dagegen trug nur mehr kleine Tropfen. Bei *C. azureus* secernirten bloss die 3—4 jüngsten Blätter, die älteren waren trocken. Bei *C. ellipticus* endlich waren sogar nur die 2—3 jüngsten Blätter — wenn auch schon ausgewachsen — stark benetzt.

Die mit *C. suaveolens* durchgeführten Vergiftungsversuche ergaben nach jeder Richtung hin, auch in Bezug auf die Bildung von Adventiv-Hydathoden, dasselbe Resultat wie bei *C. ovatus*.

[1] Auf die Folgerungen, welche sich aus der Entstehung zweckmässig gebauter und functionirender Adventiv-Hydathoden bei *Conocephalus* für die Selectionstheorie, sowie für Nägeli's Theorie der »directen Bewirkung« ergeben, werde ich an einem anderen Orte ausführlicher eingehen, da derartige allgemeine Erörterungen nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchung gehören.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch bei verschiedenen anderen Moraceen und Urticaceen befinden sich auf der Blattoberseite — bei gewissen Arten auf der Blattunterseite — über dem Gefässbündelnetz mehr oder minder zahlreiche Epithem-Hydathoden mit Wasserspalten. Bei der zu den Conocephaloideen gehörigen *Cecropia Schiedeana* treten dieselben nicht unter seichten Grübchen auf, sondern bilden kleine Wärzchen, welche ziemlich hoch über die Blattfläche emporragen. Auch bei einigen *Ficus*-Arten sind die Hydathoden vorgewölbt, so bei *F. fulva,* wo das Epithem mit seinen Intercellularen von einer lückenlosen Gerbstoffscheide umgeben wird, ferner bei *F. scandens* u. a. Gewöhnlich liegen aber, wie bereits von de Bary beschrieben wurde, die Hydathoden der *Ficus*-Blätter am Grunde seichter Grübchen und zeigen dann ganz ähnliche Verhältnisse ihres Baues wie bei *Conocephalus ovatus.* Auf Taf. II, Fig. 1 ist der Durchschnitt durch eine Hydathode von *Ficus elastica* abgebildet; man sieht sofort, wie scharf sich das überaus kleinzellige, aber mächtig ausgebildete (nicht verholzte) Epithem von dem benachbarten Gewebe abgrenzt. Zahlreiche Tracheiden durchziehen den unteren Theil des Organs. Seitlich wird dasselbe von einer 2—3 schichtigen Parenchymscheide begrenzt, welche nach oben zu bis zum Wassergewebe reicht. Die das Epithem überziehende Epidermis ist blos einschichtig und besitzt sehr zarte Aussenwände. Ihre Dicke beträgt kaum 2 μ, während die Aussenwände der benachbarten typischen Epidermiszellen 8—9 μ dick sind. Auch die Seiten- und Innenwände der das Epithem überlagernden Epidermis zeichnen sich durch besondere Zartheit aus. Mit Jodjodkalium und Schwefelsäure lässt sich leicht nachweisen, dass die Cuticula auch die Epidermis der Hydathode überzieht, nur ist sie hier weit zarter als auf der gewöhnlichen Epidermis. Es liegt sonach auch hier die Vermuthung nahe, dass die Wasserausscheidung nicht nur durch die Wasserspalten erfolgt, sondern dass auch die dazwischen befindlichen Epidermiszellen Wasser direct nach aussen secerniren. Allerdings könnte die Zartwandigkeit der Epidermiszellen, besonders ihrer Aussenwände, auch noch eine andere, rein mechanische Bedeutung haben; sie könnte eine Erhöhung ihrer Dehnbarkeit bezwecken, welche mit den wahr-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

scheinlich nicht unbeträchtlichen Turgescenz- und Volumschwankungen des Epithems in Zusammenhang stünde. Bevor aber hierüber nicht genauere Untersuchungen vorliegen, muss die Zartheit der das Epithem bedeckenden Epidermis, die auch bei anderen *Ficus*-Arten sowie bei *Conocephalus* zu beobachten ist, als ein noch räthselhaftes Merkmal dieser Hydathoden hingenommen werden.

Bei *Ficus elastica* treten die Hydathoden blos in spärlicher Anzahl 0·5—2 *cm* vom Blattrand entfernt in unregelmässiger, stellenweise doppelter Reihe auf. Ich zählte z. B. auf der einen Seite eines Blattes 23, auf der anderen 25 solcher Organe, die sich dem unbewaffneten Auge sofort als scharf umschriebene, runde weissgelbe Fleckchen zu erkennen geben. Bei anderen *Ficus*-Arten sind sie viel zahlreicher. Die Wasserausscheidung habe ich besonders schön an einem nicht näher bestimmten *Ficus*-Exemplare beobachtet, welches im Buitenzorger Garten neben der über den Tjibalok führenden Brücke nächst den Glaszelten sich befindet. An jedem Morgen waren die Blätter mit grossen Wassertropfen über den Hydathoden bedeckt. Der Vergiftungsversuch mit sublimathältigem Alkol ergab ein positives Resultat; die Tropfenausscheidung unterblieb, doch zeigten die betreffenden Blätter sehr bald ein kränkliches Aussehen. Adventiv-Hydathoden wurden nicht gebildet.

Für die Urticaceen hat bereits Volkens[1] das Vorkommen von über die Blattoberseite zerstreuten Hydathoden nachgewiesen und zwar bei *Urtica urens*, deren Wasserausscheidungsorgane er genauer beschreibt und abbildet. Ich habe dieselben bei einer im botanischen Garten zu Graz unter dem Namen *Urtica macrophylla* Thunb. cultivirten Species untersucht, welche mir desshalb interessant war, weil sich über den Hydathoden älterer Blätter dünne, irisirende Schüppchen bilden, welche den Reactionen zufolge aus Kieselsäure, kohlensaurem Kalk und etwas organischer Substanz bestehen.[2] Diese Auf-

[1] Jahrb. des k. bot. Gartens zu Berlin; Bd. II, 1883, S. 205.

[2] Ähnliche Auflagerungen von gleicher Zusammensetzung hat Kohl (Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889) bei einer anderen *Urticacee, Pilea muscosa*, auf der Blattunterseite über den Enden der Seitennerven beobachtet.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lagerungen sind wie die Kalkschüppchen der *Saxifraga*-Arten nichts anderes als Residua des ausgeschiedenen und verdunsteten Wassers. Die Epithemzellen dieser Hydathoden sind etwas grösser als bei *Conocephalus* und *Ficus* und weniger stark gebuchtet, doch lassen sie ziemlich grosse Intercellularräume zwischen sich frei. Die Abgrenzung des in seinen unteren Partien schwach verholzten Epithems ist eine sehr scharfe. Sie wird gegen das Assimilationsgewebe zu durch eine lückenlose Parenchymscheide bewerkstelligt, welche sich als die unmittelbare Fortsetzung der Leitparenchymscheide des Gefässbündels erweist, dessen Tracheiden in das Epithem eintreten. Die an das letztere angrenzenden Wandungen dieser Scheide sind zwar etwas verdickt, doch nicht verkorkt. Die das Epithem überziehende Epidermis weist 15—20 Wasserspalten auf. Jede Schliesszelle enthält zwar 2—4 ziemlich grosse Chlorophyllkörner, doch findet nach Glycerinzusatz keine Verengerung der Centralspalte statt.

Von Interesse ist die Urticaceen-Gattung *Pilea*, weil bei dieser die Hydathoden blos auf der Blattunterseite auftreten, und zwar entweder unregelmässig über die Blattfläche zerstreut (*Pilea elegans*), oder bloss knapp unter dem Blattrande, wie z. B. an den kleinen Blättchen von *P. trianthemoides*, wo beiderseits blos 4—5 Hydathoden vorhanden sind. Das von einer Parenchymscheide umhüllte Epithem grenzt sich gegen die Umgebung scharf ab und besteht aus kleinen rundlichen Zellen mit Intercellularräumen dazwischen; die Anzahl der Wasserspalten beträgt bei der letztgenannten Art 8—10.

Fuchsia.[1]

Auf den Blattzähnen der *Fuchsia*-Blätter treten grosse Wasserspalten auf, und zwar, wie schon de Bary angibt, je ein grosser, oft weit offener Porus an der Spitze jedes Zahnes.

---

[1] Die zu den nachstehenden Untersuchungen verwendeten *Fuchsia*-Exemplare gehörten in den Formenkreis der *F. globosa* und der ihr nächstverwandten Arten. Eine genauere Bestimmung ist allerdings bei dem Umstande, dass in den Gärten zahlreiche Varietäten und Bastarde gezogen werden, oft kaum möglich, für unsere Zwecke übrigens auch überflüssig.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Der Spaltöffnungsapparat ist ungefähr ebenso lang als breit, (0·065 *mm*) und fast doppelt so gross wie die gewöhnlichen Luftspalten der Blattunterseite. Die Schliesszellen enthalten ziemlich zahlreiche Chlorophyllkörner, die meist sehr stärkereich sind. Sie sind auf der Bauchseite, wie die Schliesszellen der Luftspalten, mit zwei allerdings schwach ausgebildeten Cuticularleisten versehen, so dass ein Vor- und Hinterhof zu Stande kommt (Taf. II, Fig. 2). Die Centralspalte ist länglich und kann an nicht zu alten Blättern verengert und erweitert, zuweilen vollkommen geschlossen werden. Die Schliesszellen dieser Wasserspalten sind also keineswegs unbeweglich, wie gewöhnlich angenommen wird. Nachstehend folgen einige Massangaben, ausgedrückt in Theilstrichen des Ocularmikrometers vor und nach der Plasmolyse, welche durch 5 procentige Salpeterlösung erzielt wurde.

Die gemessenen Grössen	Wasserspalte I		Wasserspalte II	
	offen	geschl.	offen	geschl.
Länge des Apparates	26	26	25	25
Breite des Apparates	27	27	26	26
Breite des Vorhofes.	10	10	9	9
Weite der Centralspalte	5	1	4·5	0

Aus der Vergleichung dieser Zahlen ergibt sich, dass Länge und Breite des ganzen Spaltöffnungsapparates, sowie die Breite des Vorhofes im offenen, wie im geschlossenen, respective verengerten Zustande der Centralspalte gleich gross sind. Die Verengerung letzterer wird, so wie ich dies für die Spaltöffnungen von *Mnium cuspidatum* nachgewiesen habe,[1] durch das Breiterwerden der Schliesszellen hervorgerufen. Offenbar ist auch die Mechanik des Öffnens und Schliessens dieselbe. Die Schliesszellen suchen ihre querelliptische Querschnittsform bei steigendem Turgor mehr abzurunden und der kreisförmigen zu nähern. Dabei werden die vorgewölbten

[1] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose; Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, 17. Bd. S. 468.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bauchwände mehr oder minder gerade gestreckt und weichen in Folge davon auseinander. Wie schon erwähnt, kommt es bei sinkendem Turgor gewöhnlich bloss zu einer Verengerung der Spalte; ein vollkommener Verschluss ist selten. An älteren Blättern gehen die schon vorher unbeweglich gewordenen Schliesszellen der Wasserspalten häufig zu Grunde.

Das unter der ziemlich geräumigen »Wasserhöhle« gelegene Epithem ist sammt dem Bündelende von birnförmiger Gestalt. Zahlreiche Spiraltracheiden reichen, sich pinselförmig ausbreitend, tief in das Epithem hinein, dessen Zellen zwischen den Tracheiden und auch noch darüber hinaus von gestreckter Gestalt sind und theils schräge, theils senkrecht gestellte Querwände aufweisen (Taf. II, Fig. 2). Gegen die »Wasserhöhle« zu werden die Epithemzellen unregelmässig schlauchförmig, dabei immer kürzer, häufig geradezu isodiametrisch und ragen schliesslich als abgerundete Papillen in die Athemhöhle hinein.

Mit Rücksicht auf den Vorgang der Wasserausscheidung war es von Wichtigkeit, genau zu untersuchen, ob das Epithem mit Intercellularräumen versehen ist oder nicht. Auf Längsschnitten sieht man zunächst nur in der oberen Region des Epithems zwischen den abgerundeten Ecken und Kanten der Zellen immer grösser werdende Intercellularen auftreten. Nach unten zu, in der Region der Tracheidenenden, macht das Epithem anfänglich einen ganz compacten Eindruck.[1] Erst bei sehr genauer Untersuchung und starker Vergrösserung sieht man ausser den kleinen Intercellularen zwischen den Zellecken hie und da auch äusserst enge Canäle und Spalten zwischen den Längswänden. Auffallend und wichtig ist, dass die nicht selten erweiterten Enden der Spiraltracheiden stellenweise direct an verhältnissmässig etwas grössere Intercellularräume grenzen, in welche jene Canäle hineinmünden (Taf. II, Fig. 4, 5). Diese Lücken sind meist seitlich unterhalb des Endes der Tracheide gelegen und werden einerseits von einer mehr oder minder ausgesprochenen Vor-

[1] Volkens (l. c. S. 195) gibt für *Oenothera biennis*, deren Epitheme nach ihm genau denselben Bau zeigen, wie die von *Fuchsia*, das Fehlen von Intercellularen im »compacten Epithemgewebe« an. Höchstens könnten kleine Intercellularen zwischen den schmalen Querwänden gesucht werden.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wölbung der Tracheidenwand, anderseits von den Enden mehrerer Epithemzellen begrenzt. Zuweilen stösst das quer oder schräg abgestutzte Ende der Tracheide selbst an einen ziemlich breiten Intercellularspalt. Deutlicher sieht man die engen Canäle und Spalten längs der Zellkanten auf Querschnitten durch den Blattzahn, wo dieselben zumeist in Gestalt winziger Dreieckchen erscheinen (Fig. 3, 6). Dieses ungemein englumige Intercellularsystem des Epithems ist nicht mit Luft, sondern, wie dies Volkens zuerst für *Calla palustris* nachgewiesen, anscheinend dauernd mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt.

Sämmtliche Zellen des Epithems enthalten ziemlich reichlich Protoplasma, das sich in den gestreckten Zellen namentlich an den beiden Enden und in der Mitte ansammelt (Fig. 7); hier befindet sich auch der relativ grosse, rundliche oder spindelförmige Zellkern (Fig. 7, 8). Kleine Chlorophyllkörner sind ziemlich häufig. Der Zellsaft enthält oft sehr beträchtliche Mengen eines eisenbläuenden Gerbstoffes, der übrigens auch in der Epidermis und im Assimilationsgewebe vorkommt. Die Zellwände des Epithems sind zart, glatt und nicht verholzt; sie färben sich mit Jod-Jodkaliumlösung und Schwefelsäure dunkelblau und werden von Congoroth ziemlich stark tingirt. Die an die »Wasserhöhle« angrenzenden Membranen der äussersten Epithemzellen sind meist ein wenig verdickt. Ihre äusserste Membranlamelle wird durch Jod-Jodkaliumlösung oder Schwefelsäure nur schwachgeblät und löst sich in letzterer weit langsamer auf, als die übrigen Zellwandpartien; doch ist sie keineswegs cutinisirt.

In morphologisch - entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht können die gestreckten Epithemzellen zwischen und über den Tracheidenenden als das Hadromparenchym (die »Holzparenchymzellen«) des angeschwollenen Gefässbündelendes betrachtet werden. Man sieht nämlich, wie in dem Maase, als das Bündel dicker wird, die Zahl der parenchymatischen Elemente zwischen den Tracheiden zunimmt, und dass dieselben in jeder Hinsicht mit den gestreckten Zellen des Epithems, in welche sie allmälig übergehen, übereinstimmen. Bereits de Bary[1] hat

[1] Vergl. Anatomie, S. 391.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

auf dieses Verhalten ganz im Allgemeinen hingewiesen. Auch die Entwicklungsgeschichte des angeschwollenen Bündelendes mit seinem Epithem lässt sich zu Gunsten dieser Auffassung heranziehen. Auf dem Längsschnitte durch die Spitze eines circa 3 *mm* langen, jungen Blättchens sieht man nämlich, dass sich das Cambium- (respective Procambium-) bündel in einheitlicher Ausbildung bis unter die subepidermale Meristemzelllage erstreckt (Fig. 11). Diese letztere theilt sich wiederholt in perikliner und antikliner Richtung, ohne dass dabei ein cambiales, d. h. prosenchymatisches Bildungsgewebe zu Stande käme; aus den so entstandenen Zellen geht die oberste Region des Epithems hervor, welche aus kurz-schlauchförmigen und rundlichen Zellen besteht.

Das Leptom des in den Blattzahn einmündenden Bündelendes verschmälert sich immer mehr, je dicker das Bündel wird. Dort, wo es birnförmig anzuschwellen beginnt, bildet der Leptomtheil nur mehr ein schmales Band, aus 1—2 Cambiformzelllagen bestehend, welchem mehrere (gewöhnlich 3) Siebröhrenbündelchen eingelagert sind (Fig. 9). Diese letzteren enden noch unterhalb der Tracheidenenden, wobei sich das zuerst von Alfred Fischer[1] für eine Anzahl von Dicotylen constatirte Verhalten beobachten lässt, dass die Geleitzellen der Bündelenden bedeutend weiter sind, als die benachbarten, englumigen Siebröhrenglieder. Die plasmareichen, grosskernigen Geleitzellen setzen sich noch über die letzten Siebröhrenglieder hinaus in mehreren »Übergangszellen« fort (Fig. 10).

Aus dem vorstehend Mitgetheilten geht also auf das deutlichste hervor, dass das Leptom an der Bildung des Epithems gänzlich unbetheiligt ist.[2]

---

[1] Studien über die Siebröhrenglieder der Dicotylenblätter. Berichte der math.-phys. Classe der k. sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1885.

[2] Diese Thatsache erweckte in mir Bedenken gegen die Richtigkeit der Angabe Waldner's (»Die Kalkdrüsen der Saxifragen«, Mittheil. des naturwiss. Vereines für Steiermark, 1877), wonach der keulige »Drüsenkörper« an den Gefässbündelenden der Saxifragen, der nichts anderes als das Epithem derselben vorstellt, eine Bildung des »Basttheiles« (d. i. des Leptoms) der Bündelenden sei. Waldner lässt den Holztheil derselben bloss aus Spiralgefässen und Tracheiden bestehen, die Holzparenchymzellen hat er gänzlich übersehen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Umgeben wird das ganze Epithem von einer parenchymatischen Scheide, welche bis knapp unter die Epidermis reicht und die Fortsetzung der Gefässbündelscheide bildet (Fig. 2). Die Tracheiden grenzen oft unmittelbar an diese Scheide. — Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass sich in dem an das Epithem angrenzenden Mesophyll sehr häufig grosse Raphidenschläuche befinden.

Ich gehe jetzt zum experimentellen Theile meiner an *Fuchsia* angestellten Beobachtungen über.

Nachdem schon seit Langem bekannt war, dass an den Blattzähnen von *Fuchsia*-Stöcken bei gehemmter Transpiration Wassertropfen ausgeschieden werden, hat zuerst de Bary[1] gezeigt, dass das Gleiche auch eintritt, wenn der Wurzeldruck an abgeschnittenen Zweigen durch den Druck einer Quecksilbersäule ersetzt wird. Später wurde von Moll[2] nachgewiesen, dass auf diese Weise auch rother *Phytolacca*-Saft und 1%-ige Tanninlösung durch die Blattzähne ausgepresst werden können.

---

und so musste ihm auch der Übergang derselben ins Epithemgewebe entgehen. In der That verhält sich die Sache nach meinen Beobachtungen bei den *Saxifraga*-Arten nicht anders wie bei *Fuchsia* und verschiedenen anderen Pflanzen. Das Gewebe der »Kalkdrüsen« erweist sich als eine Bildung des angeschwollenen Hadromtheiles des Gefässbündelendes, speciell des Hadromparenchyms, nicht aber des Leptoms. Besonders schön lässt sich dies bei *Saxifraga caespitosa* beobachten, wo zwischen dem Hadrom und dem eigentlichen, typischen Leptom mit Siebröhrenbündeln eine lebhaft grüne Zellschicht, aus mehreren Lagen bestehend, eingeschaltet ist, die man als Leptomparenchym oder Cambiform bezeichnen kann. Auf successiven Querschnitten durch das allmälig anschwellende Gefässbündel sieht man sofort, wie diese grüne Zellschicht immer weiter nach unten rückt und der Streifen typischen Leptoms immer schmäler wird; das Hadrom dagegen schwillt mächtig an. Ebenso sieht man auf Längsschnitten, wie die grüne Schicht nach abwärts rückt und etwa in der Mitte der Anschwellung vollständig erlischt, nachdem die Siebröhrenbündel schon früher blind geendigt haben. Ebenso weit wie die erstere reichen ungefähr auch die unterseitigen Tracheiden ins Epithem hinein. Die oberseitigen enden schon früher.

[1] Bot. Ztg., 1869 und 1883 Anmerkung.

[2] Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, 2. Th., XV. B. 1880.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wenn dieses Ergebniss auch zu Gunsten der Filtrationshypothese spricht, so ist dasselbe doch keineswegs beweisend. Das Verhalten des Epithems hat Moll bei seinen Experimenten nicht untersucht und so wäre es nicht ausgeschlossen, dass das activ wasserauspressende Epithemgewebe gleich der thierischen Niere auch die Fähigkeit besitzt, in den Organismus eingeführte, gelöste Stoffe auszuscheiden, zumal wenn dieselben nicht giftig wirken. — Anderseits sprechen für die Activität des Epithems als »Wasserdrüse« verschiedene Thatsachen, welche der Filtrationshypothese Schwierigkeiten bereiten oder ihr direct zu widersprechen scheinen. So das Ausbleiben der Secretion an alten Blättern und häufig auch an einzelnen Blattzähnen jüngerer Blätter, deren Epitheme nicht die geringsten anatomischen Anhaltspunkte für dieses abweichende Verhalten darbieten. Bedeutungsvoller ist die von Gardiner[1] und von W. P. Wilson[2] mitgetheilte Beobachtung, dass auch an abgeschnittenen und bloss in Wasser gestellten *Fuchsia*-Sprossen in feuchter Luft kleine Wassertropfen auf den Blattzähnen erscheinen. Diese Tropfen können nur activ von den Epithemen ausgeschieden werden, denn wenn auch in den Gefässbündeln, respective im Holzkörper des abgeschnittenen Zweiges ein Blutungsdruck sich geltend machen kann, so wird doch die in die Gefässe und Tracheiden gepresste Flüssigkeit an der Schnittfläche, als der Stelle des geringsten Widerstandes, nach aussen filtriren, nicht aber durch die Epitheme der Blattzähne, wo der Filtrationswiderstand schon aus dem Grunde grösser ist, weil die Intercellularcanäle des Epithems viel enger sind, als die Gefässe und Tracheiden. Allerdings wird von Gardiner angenommen, dass bei mangelndem Wurzeldruck das Wasser überhaupt nicht durch die Epitheme und Wasserspalten ausgeschieden wird, sondern durch Haare, welche auf den Blattzähnen in der Nähe der Spalten sitzen. Diese Annahme ist aber gänzlich unbegründet. An den Laubblättern der von mir benützten Fuchsien kommen einzellige

[1] Vergl. Bot. Ztg. 1884, S. 495.

[2] The cause of the excretion of water on the surface of Nectaries, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, I. Bd., S. 9.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Haare von zweierlei Ausbildung vor; etwas längere, spitze Haare mit derber Wand und knötchenförmig verdickter Cuticula und kürzere, nicht so derbwandige Drüsenhaare, die an ihrem Ende abgerundet und etwas angeschwollen sind. Erstere kommen hauptsächlich am Blattrande und zwischen den Blattzähnen vor; darunter vereinzelt auch Haare der zweiten Kategorie, welche aber besonders häufig den Nerven der unteren Blattseite aufsitzen. Zerstreut kommen sie auch auf der oberen Blattfläche vor. Als wasserausscheidende Haare könnten nur diese Drüsenhaare in Betracht kommen, doch geben Gardiner sowohl als auch Wilson ausdrücklich an, dass auch bei mangelndem Wurzeldruck die Wassertropfen ausschliesslich über den Blattzähnen erscheinen.

Damit stimmt nun die Vertheilung der fraglichen Drüsenhaare ganz und gar nicht überein. Es kann sonach nicht zweifelhaft sein, dass bei *Fuchsia* die Wasserausscheidung unter allen Umständen bloss durch die Epitheme und Wasserspalten erfolgt.

Die bisher mitgetheilten Beobachtungen über Tropfenausscheidung bei *Fuchsia* reichen demnach nicht aus, um definitiv zu entscheiden, ob der Vorgang ein blosser Filtrationsprocess ist, oder ob er auf activer Wasserauspressung seitens des Epithems beruht. Bei keinem der bisherigen Versuche war nämlich die active Mitwirkung des Epithemgewebes ausgeschlossen.

Ich habe meine Versuche theils mit gut bewurzelten Topfpflanzen, theils mit abgeschnittenen Zweigen unter Anwendung künstlichen Druckes angestellt. Die Zweige wurden gewöhnlich unter Wasser abgeschnitten. Die Ausführung der Druckversuche geschah nach der im I. Theile dieser Abhandlung auf S. 496 (Juni-Heft 1894) beschriebenen Methode. Die Höhe der Quecksilbersäule schwankte in der Regel zwischen 10—15 *cm*, da ein solcher Druck ausreichend ist, um schon nach 15 bis 30 Minuten die Tropfenausscheidung zu bewirken. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug 18—20° C.

Zuerst wurden einige Vergiftungsversuche vorgenommen. Nach Bepinselung der Blattzähne mit 0·1%iger alkoholischer Sublimatlösung ergab sich alsbald das überraschende Resultat, dass bei einem Druck von 15—18 *cm* Quecksilber die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wasserausscheidung ebenso rasch und ebenso reichlich sich einstellte, wie an den unvergifteten Blättern desselben Zweiges. Denselben Erfolg hatte die Bepinselung der Blattzähne mit alkoholischer Jodlösung. Da die Art der Versuchsanstellung Zweifel in Bezug auf die sichere Vergiftung der Epitheme zuliess, so wurden die Versuche in der Weise variirt, dass giftige Lösungen in die Zweige eingepresst wurden, die Vergiftung der Epitheme also von hinten her erfolgte.

Zunächst kam eine $0 \cdot 1\%$ige wässerige Sublimatlösung zur Verwendung. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 11 *cm*. Nach $1^1/_2$ Stunden trugen zahlreiche Blattzähne ziemlich grosse Tropfen. Sie gaben aber auf blankem Kupferblech nicht die geringste Reaction,[1] obgleich Tropfen der ursprünglichen Lösung schon nach einer halben Minute einen sehr deutlichen Quecksilberspiegel hinterliessen. Nun wurden die Blätter mittelst Filterpapier abgetrocknet. Nach weiteren 4 Stunden waren neuerdings ziemlich grosse Tropfen ausgeschieden worden, die aber auf Kupferblech keine Spur eines Fleckes erzeugten, also noch immer kein Sublimat enthielten. Die Blätter wurden nun wieder abgetrocknet. Am nächsten Morgen, d. i. nach 20 Stunden waren alle Blätter bis auf zwei abgefallen, die aber ein ganz frisches, lebhaft grünes Aussehen zeigten; die Blattzähne trugen mehrere ziemlich grosse Tropfen, die noch immer keine nachweisbare Menge von Sublimat enthielten. Beim Berühren fielen auch diese Blätter ab. Nun wurde der 10 *cm* lange Spross mikroskopisch untersucht. Bis zu einer Entfernung von 18 *mm* von der Schnittfläche waren alle Gewebe des Stengelquerschnittes abgestorben, die Plasmakörper fixirt. Weiter hinauf waren dann bloss die an die Gefässe angrenzenden Elemente getödtet. Die Epitheme waren ganz intact, ihre Protoplasten, wie die ganz normale Plasmolyse lehrte, noch am Leben. — Aus dem Vorstehenden ergibt sich also, dass man bei Anwendung einer Sublimatlösung nicht im Stande ist, die Epitheme zu vergiften, weil das Sublimat schon

[1] Die Kupferblechreaction erwies sich als viel empfindlicher, als die Reaction mit Schwefelwasserstoffwasser.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

vorher der wässerigen Lösung durch die an das Wasserleitungssystem angrenzenden plasmahältigen Gewebe entrissen wird. Selbst eine 1%ige Lösung führt, wie ich mich überzeugt habe, nicht zum Ziele.

Ein positives Ergebniss lieferte dagegen der Vergiftungsversuch mit einer 5%igen Lösung von Kupfersulfat. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 12 *cm*. Schon nach 15 Minuten erschienen auf den Blattzähnen kleine Tropfen, die aber mit gelbem Blutlaugensalz noch keine Kupferreaction gaben, ebensowenig die nach einer Stunde ausgeschiedenen, bereits grösseren Tropfen. Es war eben zuerst das im Wasserleitungssystem des Zweiges zu Beginn des Versuches vorhandene Wasser ausgepresst worden. Nach zwei Stunden gaben die ausgeschiedenen Tropfen bereits die Kupferreaction, wenn auch nicht so stark, wie die Lösung selbst. Nun wurden die Blätter abgetrocknet. Dieselben liessen bereits längs der Blattnerven, namentlich in der oberen Hälfte der Lamina, die punktförmig beginnende Injection der Intercellularen erkennen. Nach sechs Stunden waren auf einer ganzen Anzahl von Blattzähnen wieder ziemlich grosse Tropfen erschienen, welche mit gelbem Blutlaugensalz einen reichlichen Niederschlag gaben. Die Blätter waren längs der Nerven durchscheinend punktirt und hier auch bereits gebräunt. Nun wurden die Blätter wiederum abgetrocknet. Am nächsten Tage, 24 Stunden nach Beginn des Versuches, waren die Blätter grösstentheils gebräunt, die Intercellularen des Mesophylls injicirt. Bloss oberseits waren noch zwischen den Secundärnerven grüne Partien sichtbar. An einzelnen Blattzähnen traten grosse Tropfen auf, die schon durch ihre Blaufärbung ihren Gehalt an Kupfersulfat erkennen liessen. Die injicirten Blätter waren übrigens auch unterseits ziemlich stark betropft; aus der getödteten und injicirten Lamina trat eben durch die Spaltöffnungen Flüssigkeit aus. Dass auch die Epitheme getödtet waren, braucht kaum erst betont zu werden. — Das Ergebniss dieses Versuches ist also, dass Blattzähne, deren Epitheme durch Kupfersulfat vergiftet wurden, trotzdem bei genügendem Druck Flüssigkeitstropfen ausscheiden.

Dasselbe Resultat ergab auch ein Versuch mit 0·2%iger wässeriger Eosinlösung. Die Druckhöhe betrug diesmal

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ausnahmsweise 21 *cm* Quecksilber. Schon nach einer Viertelstunde waren kleine, rothe Tröpfchen an den Blattzähnen zu beobachten. Längsschnitte durch die Hydathoden zeigten in diesem Stadium eine intensive Rothfärbung der Tracheidenwände; das Epithem war gleichmässig lichtroth tingirt. Anscheinend waren bloss die Zellwände gefärbt; sehr deutlich sah man dies an den die Wasserhöhle überdeckenden Epidermiszellen, deren Innenwände intensiv roth tingirt waren. Nach Zusatz von Kochsalzlösung trat im Epithemgewebe rasch typische Plasmolyse ein. — Nach einer Stunde waren die ausgeschiedenen Tropfen der Eosinlösung bedeutend grösser geworden. Das Epithem war etwas intensiver gefärbt, besonders die an die Wasserhöhle grenzenden Zellen. In diesen war auch das Plasma sammt dem Zellkern entschieden, wenn auch bloss schwach, tingirt. Nichtsdestoweniger trat nach Zusatz von Kochsalzlösung noch normale Plasmolyse ein.[1] — Nach zweistündiger Dauer des Versuches waren die Plasmakörper und Zellkerne des Epithems schon entschieden gefärbt; Plasmolyse war nicht mehr zu erzielen, die Protoplaste bereits abgestorben. Trotzdem dauerte die Ausscheidung der Eosinlösung noch fort. Nach sechs Stunden wurden die Blätter abgetrocknet. Am nächsten Tage (nach 22 Stunden) waren wieder an zahlreichen Zähnen sämmtlicher Blätter des Zweiges ziemlich grosse, rothe Tropfen zu beobachten. Die Blätter waren noch ganz frisch und turgescent. Bloss im basalen Theile der Lamina machte sich eine mehr minder starke Injection bemerkbar und hier traten auch unterseits farblose Tröpfchen aus. Im Blattstiel waren bloss die Gefässbündel (inclusive Leptom) tingirt, das Mesophyll war ungefärbt. Sehr stark waren natürlich die Epitheme tingirt.

Aus diesem Versuche geht also hervor, dass die Epitheme eine $0 \cdot 2\%$ige Eosinlösung bereits durch sich hindurchtreten lassen, bevor noch die Plasmakörper gefärbt und getödtet sind.

---

[1] Auch Pfeffer (Über Aufnahme von Anilinfarben etc., Untersuchungen aus dem bot. Institute zu Tübingen, II. B., S. 276) hat beobachtet, dass die mit der Schädigung beginnende Färbung des Protoplasten, speciell des Zellkernes schon dann eintreten kann, wenn noch normale Plasmolyse zu erzielen ist.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ist dann letzteres geschehen, so dauert die Ausscheidung ungehindert fort.

Um den Einwänden zu begegnen, welche sich gegen derartige Versuche, bei denen ein künstlicher Druck zur Anwendung gelangt, erheben lassen, wurden auch mit ganzen, gut eingewurzelten Topfpflanzen Vergiftungsversuche angestellt. An einigen Blättern wurden die Blattzähne mit 1%iger wässeriger Sublimatlösung bepinselt, an anderen mit 5%iger Kupfersulfatlösung. Dann wurde über Nacht eine theilweise mit nassem Filterpapier ausgekleidete Glasglocke über die Pflanze gedeckt. Die Temperatur sank Nachts auf 12° herab. Am nächsten Morgen waren zahlreiche Blattzähne der bepinselten, wie der intacten Blätter schön betropft. Die mit Kupfersulfat behandelten Blätter secernirten etwas reichlicher, als die mit Sublimat behandelten. An letzteren wurden nun die Zähne, über welchen Tropfen erschienen waren, nochmals bepinselt. Am nächsten Morgen waren die Ränder dieser Blätter gebräunt, doch traten an jedem Blatte 6—7 ziemlich grosse Tropfen auf. Die Epitheme der secernirenden Zähne waren, wie die mikroskopische Untersuchung lehrte, abgestorben, ihre Plasmakörper fixirt. Damit war nun das von *Conocephalus* abweichende Verhalten von *Fuchsia* definitiv festgestellt. Bei Ersterem verhindert die an der intacten Pflanze vorgenommene Vergiftung der Epitheme die Wassersecretion, bei *Fuchsia* dagegen nicht.

Das Ergebniss dieser wiederholt durchgeführten Versuche ist also, dass bei *Fuchsia* die Blattzähne bei künstlichem Druck sowohl, wie bei normalem Wurzeldruck auch dann Wasser ausscheiden, wenn die Epitheme vergiftet worden sind.

Man könnte nun meinen, dass diese Thatsache hinreiche, um die Richtigkeit der Filtrationshypothese für unsere Pflanze zu beweisen. Genau betrachtet lässt sich aber daraus nur die Folgerung ableiten, dass das getödtete Epithemgewebe die Stelle geringsten Filtrationswiderstandes darstellt, und dass, wenn die Epitheme vergiftet sind, die Wasserausscheidung thatsächlich auf Druckfiltration beruht. Das lebende Epithemgewebe könnte aber trotzdem activ an dem Secretionsprocesse betheiligt sein. Es könnte sich eben bei der Ausscheidung durch

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lebende und durch getödtete Epitheme um zwei verschiedene Processe handeln.

Diese Erwägung gab zugleich die Richtung an, in welcher die Versuche fortzusetzen waren. Es frug sich, ob die Wasserausscheidung auch dann eintritt, wenn die Epitheme nicht getödtet, sondern bloss in einen Zustand der Unthätigkeit, in einen Starrezustand versetzt werden. Zu diesem Behufe wurden zunächst mit abgeschnittenen Zweigen Chloroformirungsversuche vorgenommen. Die Ausführung derselben geschah in der schon auf S. 515 des I. Theiles beschriebenen Weise. Das Quecksilber wurde erst nach halbstündigem Verweilen der Zweige im Chloroformdampf in die Röhre eingegossen. Bei 12—16 *cm* Quecksilberdruck traten an den Blattzähnen der chloroformirten Zweige ebenso bald Wassertropfen auf, wie an den nicht chloroformirten Controlzweigen. Dann wurden Druckversuche bei sehr niederer und sehr hoher Temperatur ausgeführt, um die Epitheme in den Zustand der Kälte- und der Wärmestarre zu versetzen. In ersterem Falle wurde der Glascylinder mit den Versuchszweigen in einen weiten Blechcylinder von gleicher Höhe gebracht und der Zwischenraum mit kleinen Eisstücken ausgefüllt. Nachdem sich die Luft im Glascylinder auf circa 1° C. abgekühlt hatte, wurde Quecksilber in die Röhre eingegossen. Das einemal wurde ein Druck von 12 *cm*, das anderemal ein solcher von 20 *cm* angewendet. Ein Controlzweig von derselben Pflanze befand sich im Zimmer bei 18° C. Nach zwei Stunden waren die ganz frischen Blätter der kältestarren Zweige gerade so ausgiebig betropft, wie die des Controlzweiges. — Zu den Versuchen bei hoher Temperatur diente ein cylindrischer Sterilisirungsapparat mit Dampfheizung, in welchen der Glascylinder mit den Versuchszweigen gebracht wurde. Nachdem die Lufttemperatur in der Umgebung der Zweige auf 45° C. gestiegen war, kam ein Druck von 12, respective 15 *cm* Quecksilber zur Anwendung. Nach zwei Stunden war die Temperatur auf 48° C. gestiegen; auf einer grösseren Anzahl von Blattzähnen traten ziemlich grosse Wassertropfen auf, die Blätter waren noch ganz frisch und grün. Erst bei 52° C. trat Bräunung und Welken ein.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Als Resultat dieser Versuche ergibt sich also, dass auch dann, wenn die Zweige, respective die Epitheme chloroformirt, oder in den Zustand der Kälte-, respective der Wärmestarre versetzt werden, bei künstlichem Druck Wasser aus den Blattzähnen ausgepresst wird.

Obgleich nun der oben gegen das Ergebniss der Vergiftungsversuche erhobene Einwand mutatis mutandis auch gegen die Verwerthung des vorstehenden Resultates erhoben werden kann, so ist doch zu betonen, dass in diesem Falle ein solcher Einwand nicht mehr berechtigt ist. Denn wenn auch das lebensthätige Epithem activ an der Wasserausscheidung betheiligt sein sollte, so ist doch die ausgiebige Betheiligung einfacher Druckfiltration an dem Ausscheidungsvorgange nicht mehr zu bezweifeln. Die histologischen und physikalischen Voraussetzungen für eine solche Druckfiltration bleiben eben dieselben, ob nun das Epithem activ in den Process eingreift oder nicht. Auf jeden Fall muss also Filtration stattfinden. Dabei ist aber nicht ausgeschlossen, dass sobald die Filtration beginnt, auch das Epithem unter dem Einfluss des steigenden hydrostatischen Druckes im Wasserleitungssystem, der auf die Zellen des Epithemgewebes als Reiz wirken würde, activ Wasser auspresst. Gross kann übrigens dieser hypothetische Antheil des Epithems am Ausscheidungsprocesse nicht sein, denn ein merkbarer Unterschied in der Grösse der ausgeschiedenen Tropfen im intacten und im vergifteten oder chloroformirten Zustande der Epitheme lässt sicht nicht sicher wahrnehmen. Allerdings habe ich wiederholt den subjectiven Eindruck gehabt, als ob im intacten Zustande der Blätter bei gleichem Druck etwas reichlicher Wasser ausgepresst würde; bei der ungleichen Grösse der Tropfen auf den verschiedenen Blättern desselben Zweiges, ja selbst auf den verschiedenen Zähnen desselben Blattes kommt man aber über ein subjectives Abschätzen der ausgeschiedenen Flüssigkeitsmengen nicht hinaus.

Wir kommen also auf Grund der mitgetheilten Experimente zu dem Ergebniss, dass bei *Fuchsia* die Wasserausscheidung im Wesentlichen auf Druckfiltration beruht. Den Weg, den das Wasser hiebei von den Tracheiden-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

enden aus einschlägt, ergibt sich aus dem anatomischen Bau der Epitheme. Die in dieselben einmündenden Tracheiden grenzen stellenweise direct an wassererfüllte Intercellularen, welche durch ein System sehr enger Canäle und Spalten mit der Wasserhöhle in Verbindung stehen. In diesen Bahnen, welche den geringsten Filtrationswiderstand darbieten, bewegt sich offenbar das Wasser nach aussen. Für die Annahme, dass das Wasser in den zartwandigen, aus relativ reiner Cellulose bestehenden Längswänden der Epithemzellen nach aussen filtrire, liegt kein Grund vor. Ebenso ist es gänzlich ausgeschlossen, dass das Wasser die Lumina der Epithemzellen, die Hautschichten der Plasmakörper durchquerend, passire, da der hydrostatische Druck, welcher in diesen Zellen herrscht, die Druckgrösse, welche Filtration bewirkt, um ein Vielfaches übertrifft. Die Concentration der Salpeterlösung, welche zur Plasmolyse der Epithemzellen führt, liegt zwischen 2 und 3%, was einem osmotischen Druck von 7—10 Atmosphären entspricht.[1]

Wir stehen jetzt vor der Frage, welche Aufgabe dem Epithemgewebe bei dem Ausscheidungsprocesse zukommt. Mit der Herstellung eines englumigen Intercellularsystems kann seine Bedeutung nicht erschöpft sein, da der ausgesprochen drüsige Bau des Epithems dabei unerklärt bliebe. Irgend eine bedeutungsvolle secretorische Thätigkeit wird ihm demnach wohl zuzuschreiben sein, wenn wir auch in dieser Hinsicht auf blosse Vermuthungen angewiesen sind. Dabei dürfte aber das Hauptgewicht nicht auf die schon oben erwähnte Möglichkeit zu legen sein, dass sich das Epithem bei der Wasserausscheidung activ betheiligt, indem ein Bruchtheil des ausgeschiedenen Wassers von ihm secernirt wird. Denn dieser Bruchtheil kann jedenfalls nur gering sein. Allerdings folgt dies nicht aus der bereits von Wilson beobachteten Thatsache, dass an abgeschnittenen und in Wasser gestellten *Fuchsia*-Zweigen nur eine unbedeutende Wasserausscheidung stattfindet. Auch ich habe an solchen Zweigen, die mit einer

[1] Nach Pfeffer (Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. Abhandl. der k. sächs. Gesellschaft der Wissensch., XVI. Bd., 1890, S. 306) beträgt der osmotische Druck für 0·1 Molekül Salpeter (einprocentige Lösung) circa 3·4 Atmosphären.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Glasglocke bedeckt waren und sich hier in einer sehr feuchten Atmosphäre befanden, nur ausnahmsweise eine sehr spärliche Wasserausscheidung an den Blattzähnen beobachten können. Bei dieser Art der Versuchsanstellung kann es eben zu keiner Steigerung des hydrostatischen Druckes im Wasserleitungssystem kommen, welche auf die Epitheme als Reiz wirken und diese zu reichlicherer Wasserausscheidung veranlassen könnte. Wohl aber folgt die jedenfalls nur geringfügige active Betheiligung der Epitheme an der Wasserausscheidung aus der schon oben erwähnten Thatsache, dass bei Druckversuchen ein merkbarer Unterschied in der Grösse der ausgeschiedenen Tropfen im intacten und im vergifteten oder chloroformirten Zustande der Epitheme nicht sicher zu constatiren ist.

Die vom Epithemgewebe auch bei mangelnder Drucksteigerung im Wasserleitungssysteme secernirte Flüssigkeitsmenge reicht aber jedenfalls vollkommen aus, um das Intercellularsystem, welches in den Blattzähnen von den Wasserspalten bis zu den Tracheidenenden reicht, dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten, und in dieser capillaren Verstopfung der Intercellularräume des Epithems liegt vielleicht die Bedeutung seiner Secretionsthätigkeit. Wie schon v. Höhnel und neuerdings wieder Strasburger[1] hervorgehoben haben, trachtet die Pflanze einen möglichst vollkommenen Abschluss ihrer trachealen Leitungsbahnen gegen das luftführende Intercellularsystem zu erzielen. Wo in den Laubblättern ausnahmsweise Intercellularen direct an ein Gefässbündelende grenzen, da wird, wie Strasburger angibt, »durch entsprechende Verdickung der trachealen Elemente oder durch Ausbildung einer zarten Cuticula an der bedrohten Stelle, das Eindringen von Luft erschwert« Eine solche Schutzmassregel wäre aber bei den in's Epithem einmündenden Tracheiden nicht am Platze, weil dadurch zugleich die Wasserfiltration erschwert würde. Dagegen wird ein dauernder Abschluss durch Wasser, welches die angrenzenden Intercellularen erfüllt und in dem Maasse, als es durch Verdunstung entweicht, seitens der Epithemzellen ersetzt wird, seinen Zweck am vollkommensten erfüllen.

[1] Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891, S. 710.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Eine andere Möglichkeit betreffs der Secretionsthätigkeit des Epithemgewebes ist die, dass durch dieselbe Endproducte des Stoffwechsels entfernt und dem durch Druckfiltration austretenden Wasser beigemischt werden sollen. Nach den schon oben erwähnten Analysen der von den Blättern anderer Pflanzen ausgeschiedenen Blutungssäfte ist dies allerdings wenig wahrscheinlich. — Auch an die Secretion von antiseptisch, respective pilzfeindlich wirkenden Substanzen wäre zu denken, da die offenen Wasserspalten mit dem zarten Epithem darunter günstige Angriffsstellen für Schmarotzerpilze vorstellen. Einige Versuche, welche ich in dieser Hinsicht angestellt habe, lieferten aber ein negatives Ergebniss.

Nach all dem halte ich es für am wahrscheinlichsten, dass die Epitheme der Blattzähne von *Fuchsia* die Aufgabe haben, durch ihre secretorische Thätigkeit das Intercellularsystem, welches von den Tracheidenenden bis zur Wasserhöhle unter der Spaltöffnung reicht, behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten. — Dies wird wohl auch die Function der Epitheme bei all den anderen Pflanzen sein, bei welchen die Wasserausscheidung hauptsächlich durch Druckfiltration zu Stande kommt.

Jedenfalls ist es beachtenswerth, dass die Epitheme, so weit meine allerdings nicht ausgedehnten Untersuchungen reichen, in histologischer Hinsicht einen mehr oder minder ausgesprochenen Drüsencharakter zeigen; natürlich nur soweit der Zellinhalt in Betracht kommt. Nach Anwendung geeigneter Fixirungs- und Tinctionsmittel sieht man, dass die Epithemzellen keinen bloss »wässerig farblosen Inhalt« besitzen, sondern relativ reichlich Plasma und verhältnissmässig recht grosse Zellkerne enthalten. Bei *Primula sinensis* z. B. fällt es auf mit Borax-Carmin tingirten Querschnitten durch die Blattzähne sofort auf, dass die kleinen, seicht gebuchteten Epithemzellen bedeutend grössere Zellkerne besitzen, als die um vieles grösseren Epidermis- und Chlorophyllparenchymzellen. (Taf. IV, Fig. 13.) Bei *Tropaeolum majus* geht das Palissadengewebe und Schwammparenchym allmälig in das Epithem über (Taf. IV, Fig. 14), die Zellen werden chlorophyllärmer, dafür vergrössern

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sich die Kerne um ein bedeutendes; die Durchmesser der Epithemkerne sind ungefähr doppelt so gross, als jene der Mesophyllkerne. Bemerkenswerth ist, dass auch die Kerne der Epidermiszellen über dem Epithemgewebe bedeutend grösser sind, als die Kerne der typischen Epidermiszellen. Die Epithemkerne sind verschieden gestaltet, oft kugelig, ellipsoidisch, häufig spindelförmig oder unregelmässig gezackt. Sie enthalten eine grössere Anzahl von stark tinctionsfähigen grösseren und kleineren Nucleolen.

Künftige Untersuchungen über die Function der Epitheme werden jedenfalls auf diese Verhältnisse des histologischen Baues Rücksicht zu nehmen haben.

F. Hydathoden mit Wasserspalten ohne Epitheme.

Bereits Volkens hat darauf hingewiesen, dass in manchen Fällen, so z.B. bei *Chelidonium majus*, unter den Wasserspalten kein eigens differencirtes Epithemgewebe vorhanden ist. Ich selbst habe derartige Fälle zwar nicht an tropischen Pflanzen beobachtet, doch möge der Vollständigkeit halber auch dieser Typus in Kürze besprochen und durch einige Beispiele erläutert werden.

Secale cereale.

Die Wasserausscheidung an den Blattspitzen der Gräser soll nach Sachs, de Bary, Volkens u.A. in der Weise erfolgen, dass das Wasser durch Risse in der Epidermis und überhaupt im Blattgewebe herausgepresst wird. de Bary[1] hat Keimpflanzen von *Zea*, *Secale*, *Triticum* etc. untersucht und sagt, dass die Risse, durch welche das Wasser austritt, durch unregelmässiges Einreissen der anfangs kapuzenförmigen Spitze des Blattes entstehen, wenn dieses mit seiner Entfaltung sich flach ausbreitet. Volkens[2] gibt an, dass die Epidermis an der schwach kappenförmig ausgebildeten Blattspitze nach der Unterseite zu aufreisst.

Nach den Beobachtungen, welche ich an Keimpflanzen von *Secale cereale* und anderen Getreidearten angestellt habe,

[1] Vergl. Anatomie, S. 57.

[2] L. c., S. 207.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wird das Wasser an der Spitze des Scheidenblattes und der ersten Laubblätter niemals durch Risse, sondern stets durch typische Wasserspalten herausgepresst. Das Scheidenblatt (Cotyledonarscheide, Cotyledo der Autoren) ist beim Roggen, sowie bei anderen Gräsern von keilförmiger Gestalt und wird von zwei in den Kanten verlaufenden Gefässbündeln durchzogen, welche keine Anastomosen aufweisen. Knapp unter der abgerundeten Spitze des Blattes enden die Tracheiden zwischen gewöhnlichen farblosen Parenchymzellen, die ziemlich weite Intercellularräume zwischen sich frei lassen. Die Tracheidenenden grenzen stellenweise direct an die Intercellularen. Epitheme sind nicht vorhanden. Knapp unter der Spitze des Blattes tritt beiderseits an den Kanten des Blattes eine Gruppe von 20—25 Wasserspalten auf (Taf. III, Fig. 6), welche sich auch über die Hinterseite der spatelförmigen Blattspitze (von einem schmalen Mittelstreif abgesehen) ausbreiten, während die Vorderseite des Organes, auf welcher sich die einen engen Spalt bildende Scheidenmündung befindet, von Spaltöffnungen frei ist. Diese Wasserspalten sind durch eine Reihe von Übergangsformen mit den an den Blattkanten auftretenden typischen Luftspalten verbunden. Der Unterschied im Bau der Luft- und Wasserspalten ist ein höchst auffälliger. Die Schliesszellen der letzteren sind fast halbkreisförmig, zuweilen auf der Rückseite etwas eingedrückt, der Porus ist weit geöffnet, fast kreisförmig und erfährt nach der Plasmolyse der Schliesszellen keine Verengerung. Seine Weite beträgt 7—9 μ. Die Querschnittsform der Schliesszellen ist die eines an den Ecken abgerundeten Dreieckes, zuweilen ist sie auch querelliptisch (Taf. III, Fig. 7). Nur die Aussenwände sind verdickt, doch nicht so stark wie die der angrenzenden Epidermiszellen. Die Bauch- und Rückenwände sind zart. Die äusseren Cuticularleisten erscheinen auf dem Querschnitt in Form kleiner, spitzer Hörnchen. Innere Leisten sind nicht vorhanden. Die beiden Nebenzellen sind von ziemlich unregelmässiger Gestalt und Lagerung; oft bilden sie nur ganz schmale kleine Sicheln.

Die ersten Laubblätter der Keimlinge tragen schon frühzeitig auf der Aussenseite ihrer kapuzenförmigen Spitzen Wassertropfen, zu einer Zeit bereits, in der von Rissen in der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Epidermis und überhaupt im Blattgewebe noch nichts zu sehen ist. Auf der convexen Aussenseite der Blattspitzen treten typische Wasserspalten auf, doch in weit geringerer Anzahl, als auf dem Scheidenblatte; auch sind die kurzen breiten Spaltöffnungsapparate mit rundem Porus seltener, als die länglichen mit entsprechend gestreckter Spalte (Taf. III, Fig. 2, 4). Meist sind sie mehr oder minder tief eingesenkt, so dass sie, wenn die »äussere Athemhöhle« mit Luft erfüllt ist, leicht übersehen werden können. Man glaubt dann in der That bloss längliche Risse oder Spalten in der Epidermis zu sehen (Fig. 2, 3). Auf Querschnitten durch die kapuzenförmig umgeschlagene Blattspitze sieht man nur mehr drei Gefässbündel: ein medianes mit engen Tracheiden und zwei laterale, die Randbündel, welche durch den Besitz ausnehmend weiter Tracheiden mit netzförmig verdickten Wandungen ausgezeichnet sind. Sie anastomosiren schliesslich mit dem medianen Bündel; ihre Tracheiden werden immer kürzer und nehmen endlich ganz den Charakter von »Speichertracheiden« an. Mit wenn auch schmalen Membranstreifen grenzen diese Endtracheiden direct an die Intercellularräume des Chlorophyllparenchyms (Taf. III, Fig. 8); dieselben münden dann in die Athemhöhlen der Wasserspalten. Die an die weitlumigen Endtracheiden angrenzenden Parenchymzellen sterben in alternden Blättern ab, ihr Plasma verschwindet, ihr Lumen ist bloss mit wässerigem Inhalt erfüllt. In diesem Stadium wird das ausgepresste Wasser auch durch die eben erwähnten Zellen filtriren können. Übrigens sind die Membrantheile, mit welchen die Endtracheiden an die Intercellularen grenzen, so häufig, dass durch sie allein wohl eine genügende Druckfiltration stattfinden kann.

Den späteren Laubblättern scheinen Wasserspalten fast immer zu fehlen. Wie hier die Wasserausscheidung erfolgt, durch die Luftspalten oder durch Risse in der Oberhaut, habe ich nicht untersucht.

An den Keimpflanzen der übrigen Getreidearten kehren ganz ähnliche Verhältnisse wieder, wie beim Roggen. Die Scheidenblätter weisen typische Wasserspalten auf, Epitheme fehlen. Bei *Avena sativa* findet man unter der Blattspitze beiderseits an den Kanten 3—5 längliche Wasserspalten vor; die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schliesszellen sind unbeweglich, die Spalte kann nicht verengert werden.[1] Fig. 13 zeigt, wie die Tracheiden direct an die Intercellularräume grenzen. Fig. 9 stellt den Theil eines Querschnittes durch die Spitze des zweiten Laubblattes einer Keimpflanze von *Triticum vulgare* dar. Man sieht wie die grosse Tracheide des Leitbündels an zwei Stellen direct an die in die Wasserhöhle einmündenden Intercellularen stösst. Auch das Scheidenblatt von *Zea Mais* besitzt Wasserspalten (Fig. 10, 11).

Wenn schon der anatomische Bau dieser Blattspitzen kaum einen Zweifel darüber zu lässt, dass die Wasserausscheidung durch Druckfiltration erfolgt, so geht dies überdies auch noch daraus hervor, dass wenn man die Blattspitzen durch Berührung einer mit siedendem Wasser gefüllten Eprouvette abtödtet, am nächsten Morgen die Tropfenausscheidung ebenso schön zu beobachten ist wie vorher. Eine active Betheiligung der zwischen den Tracheidenenden und den Wasserspalten gelegenen Parenchymzellen am Secretionsprocesse ist demnach gänzlich ausgeschlossen.

Vicia sepium.

Nach Volkens[2] kommen bei den Papilionaceen keine eigentlichen Wasserspalten vor. Doch spricht er die Vermuthung aus, dass in dieser Familie Wasserausscheidung durch die gewöhnlichen Spaltöffnungen der Blattoberseiten stattfindet, welche von den Spaltöffnungen der Unterseiten in Form und Grösse oft abweichen. Die Trichom-Hydathoden, welche bei den Papilionaceen ziemlich verbreitet sein dürften, sind Volkens unbekannt geblieben.

Wie im nächsten Capitel ausführlicher gezeigt werden soll, kommen bei *Vicia sepium* auf den Oberseiten der Fiederblättchen kurze Keulenhaare vor, welche, solange die Blätter noch ganz jung sind, als Hydathoden fungiren. An älteren, ausgewachsenen Blättern bleiben aber bei Druckversuchen die Oberseiten der Fiederblättchen trocken und bloss an den Blattspitzen ist ober-

---

[1] Die Wasserspalten des Scheidenblattes von *Avena* sind bereits von Rothert (Über Heliotropismus, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII. Bd. Heft 1) beobachtet worden.

[2] L. c., p. 194 und 208.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

seits nach beginnender Injection je ein ziemlich grosser Wassertropfen wahrzunehmen. Hier treten auch, zumeist unmittelbar über der Endigung des medianen Gefässbündels, 5—8 Stomata auf, die wie gewöhnliche Luftspalten gebaut sind (Taf. III, Fig. 1). Auf Querschnitten durch die Blattspitze sieht man, dass die randständigen Tracheiden des Bündelendes sich oft ziemlich weit gegen das Chlorophyllparenchym vorschieben, ja zuweilen sogar kurze Zweige in dasselbe entsenden. Diese zu äusserst gelegenen, meist relativ weitlumigen Tracheiden sind es, welche mit schmäleren oder breiteren Membranstreifen direct an die Intercellularen grenzen (Taf. III, Fig. 1). Letztere sind in der Nähe der Tracheiden noch eng, erweitern sich aber bald beträchtlich und münden in die grossen Athemhöhlen der oben erwähnten Spaltöffnungen. Ein eigentliches Epithem ist nicht vorhanden, doch kann die vermehrte Anzahl eng- und weitlumiger Hadromparenchymzellen, welche ohne scharfe Grenze in das darüber befindliche Chlorophyllparenchym übergehen, als erste Andeutung eines rudimentären Epithemgewebes aufgefasst werden. Der Mangel einer das Intercellularsystem der Hydathode von den Intercellularen des benachbarten Assimilationsgewebes abgrenzenden Scheide bedingt es, dass vor der Wasserausscheidung eine locale Injection des Mesophylls mit Wasser eintritt.

Wir haben es hier also mit noch sehr unvollkommen gebauten Hydathoden zu thun, die in histologischer Hinsicht bloss durch den Umstand charakterisirt sind, dass an diesen Stellen die Tracheiden direct an Intercellularen grenzen und dass eine Gruppe gewöhnlich gebauter Spaltöffnungen darüber auftritt, die als Wasserspalten fungiren. In physiologischer Hinsicht kennzeichnen sie sich durch die streng localisirte Wasserausscheidung, welche natürlich ein blosser Filtrationsprocess ist.

Vicia sepium lehrt uns in interessanter Weise, wie bei einer Pflanzenart im Laufe der ontogenetischen und wohl auch der phylogenetischen Entwickelung ein Typus von Hydathoden den anderen ablöst. An noch jungen, unausgewachsenen Blättern secerniren bloss die kurzen Keulenhaare. Dieselben verlieren aber sehr bald die Fähigkeit Wasser auszupressen und fungiren nur mehr als wasserabsorbirende Organe. An ihrer Stelle über-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nehmen nun die Hydathoden der Blättchenspitzen die Wasserausscheidung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese letzteren die phylogenetisch jüngeren Organe sind; und möglich ist es, dass sie, wenn sie im Laufe der weiteren phylogenetischen Entwickelung sich allmälig vervollkommnen und zu typischen Epithem-Hydathoden mit Wasserspalten werden, die in Rückbildung begriffenen Trichom-Hydathoden auch schon an jungen Blättern ersetzen. Vielleicht ist bei anderen Arten dieses Stadium bereits erreicht.

III. Die Beziehungen der Hydathoden zu anderen Secretions- und Absorptionsorganen.

Da die Hydathoden niemals reines Wasser, sondern mit demselben stets auch andere Stoffe, welche theis organischer, theils anorganischer Natur sind, ausscheiden, beziehungsweise absorbiren, so war mit der Weiterbildung dieser Fähigkeit die Möglichkeit der Anpassung an ganz specielle Functionen, der Eintritt eines Functionswechsels der Hydathoden gegeben.

So sind die sogenannten »Kalkdrüsen« verschiedener *Saxifraga*-Arten bekanntlich nichts anderes, als typisch gebaute Epithem-Hydathoden, die mit dem Wasser auch beträchtliche Mengen von Kalk ausscheiden, der nach Verdunstung des Wassers in Form von Schüppchen zurückbleibt.[1] Auch die spaltöffnungslosen Hydathoden vieler Farnblätter fungiren zugleich als kalkausscheidende Organe. Endlich sind auch die epidermalen »Kalkdrüsen« der Plumbagineen, wie Volkens[2] nachgewiesen hat, von epidermalen Wasserdrüsen abzuleiten, welche bei den meisten *Armeria*-, vielen *Plumbago*- und *Statice*-Arten noch ausschliesslich als Wasserausscheidungsorgane, beziehungsweise Absorptionsorgane fungiren. — Dass die Kalkausscheidung dieser Pflanzen nicht bloss die Bedeutung eines excretorischen Vorganges besitzt, sondern auch mit einem biologischen Vortheil — Transpirationsschutz — verbunden ist, wurde bereits von v. Kerner (Pflanzenleben, I. Bd., p. 216, 217) und Volkens hervorgehoben.

[1] Vergl. de Bary, Vergl. Anatomie, S. 113, 114.

[2] Berichte der deutschen bot. Gesellsch., I. Bd., 1884, S. 334 ff. Vergl. auch M. Woronin, Bot. Ztg. 1885, S. 177 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auch die Digestionsdrüsen verschiedener insectivorer Pflanzen stammen zweifelsohne von trichomatischen Hydathoden ab. Bereits Goebel[1] hat darauf hingewiesen, dass sich Formen, wie *Drosera*, *Pinguicula*, *Nepenthes* auf einen gemeinsamen biologischen Gesichtspunkt zurückführen lassen, »wenn man die Thatsache berücksichtigt, dass es Pflanzen sind, die an feuchten, und zwar nicht nur bodenfeuchten, sondern namentlich auch luftfeuchten Standorten wachsen, an denen die verringerte Transpiration ersetzt wurde durch Wasserausscheidung, und zwar in einer Form, welche unter Umständen eine Wiederaufnahme gestattet, indem das ausgeschiedene Wasser nicht abläuft, sondern entweder in becherförmigen Behältern, oder in Schleimtropfen festgehalten wird.«

Ein sehr schönes Beispiel für die Abstammung der Digestionsdrüsen von Trichom-Hydathoden bildet die Gattung *Pinguicula*. Bei *P. vulgaris*, auf welche sich die nachstehenden Angaben beziehen, treten auf der Blattoberseite bekanntlich zweierlei Drüsen auf: sitzende Drüsen (Taf. IV, Fig. 4), deren niedere, scheibenförmige Stielzelle sowie die Fusszelle unter das Niveau der Epidermisaussenwände eingesenkt ist und langgestielte Drüsen, deren Stiel aus 2—4 Zellen besteht und dessen oberste kurze Zelle sich stark in den Drüsenkörper hineinwölbt. Der scheibenförmige Drüsenkörper besteht bei den sitzenden Drüsen gewöhnlich aus acht Zellen, indem nach erfolgter Quadrantentheilung noch vier anticline Wände gebildet werden, während derselbe bei den gestielten Drüsen durch das Auftreten einer grösseren Anzahl anticliner Wände in 16—20 schmale, radialgestellte Zellen zerfällt. Im lebenden Zustande lassen sich in den Drüsenzellen die Vacuolen nur sehr schwer vom Plasma unterscheiden; der Zellinhalt erscheint bei mittelstarker Vergrösserung gleichmässig blass grünlich gefärbt; bloss die kleinen Eiweiss-Krystalloide der Zellkerne sind deutlich zu erkennen. Erst nach erfolgter Fixirung und Tinction, z. B. mit Methylgrün-Essigsäure, sieht man deutlich, dass die Plasmakörper der sitzenden Drüsen wabig gebaut sind, indem um eine centrale Plasmaansammlung herum, welche den Kern enthält, das Plasma

[1] Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil. 2. Lief. 1893, S. 164, 165.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von zahlreichen grossen und kleinen Vacuolen durchsetzt wird. (Taf. IV, Fig. 8). In den schmalen Zellen der gestielten Drüsenkörper befindet sich in der Mitte eine bis zu Wänden reichende, den Kern enthaltende Plasmaansammlung, während gegen die Peripherie und das Centrum der Drüsenscheibe zu das Zelllumen von einigen grossen Vacuolen erfüllt wird (Fig. 9).

Schon v. Kerner[1] hat auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen, dass zwischen den gestielten und den sitzenden Drüsen eine Arbeitstheilung in dem Sinne besteht, dass die ersteren nur klebrigen Schleim zum Festhalten des Insecten aussondern, während die letzteren das saure Verdauungssecret secerniren. Man kann sich in der That leicht davon überzeugen, dass die sitzenden Drüsen im ungereizten Zustande keinen Schleim ausscheiden. Man braucht bloss die Blattoberfläche mit in Wasser feinvertheiltem Carmin zu begiessen, sodann rasch abzuspülen und einen Oberflächenschnitt zu betrachten. Da sieht man sofort, dass bloss den Köpfchen und Stielen der gestielten Drüsenhaare Carminpartikelchen anhaften, während die sitzenden Drüsen vollkommen frei davon sind. Nur die gestielten Drüsen sind demnach Fanghaare; es ist auch leicht einzusehen, dass der Besitz von längeren Stielen für diese ihre Function von Vortheil ist. Die sitzenden Drüsen dagegen beginnen erst auf den Reiz hin, den das todte Insect auf sie ausübt, zu secerniren. Sie gleichen darin insoferne den Hydathoden, als auch diese erst auf einen allerdings ganz anders gearteten Reiz hin mit der Wasserausscheidung beginnen. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, vielmehr sogar sehr wahrscheinlich, dass nachdem das Insect gefangen, auch die gestielten Drüsen an der Aussonderung des Verdauungssecretes betheiligt sind.

Während die Blattoberseite bloss Fanghaare und Digestionsdrüsen aufweist, kommen auf der Blattunterseite typisch gebaute Trichom-Hydathoden vor, welche in Bezug auf ihren Bau mit den sitzenden Drüsen der Blattoberseite die grösste Ähnlichkeit zeigen. Schon Goebel[2] hat diese Drüsenhaare der Unterseite beobachtet und in Kürze beschrieben. Sie sind kleiner und auch nicht so zahlreich wie

[1] Pflanzenleben, I. Bd., S. 133.

[2] Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1. Lief., S. 120.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die sitzenden Digestionsdrüsen der Blattoberseite (Taf. IV, Fig. 3). Das Köpfchen ragt nicht über das Niveau der Epidermis hervor. Es besteht gewöhnlich bloss aus vier durch Quadrantentheilung entstandenen Zellen; häufig treten noch 1—3 anticline Wände hinzu. Der Inhalt der Zellen zeigt im lebenden Zustande genau dieselbe blass-grünliche Farbe, wie die Drüsen der Oberseite (Fig. 5); auch die Plasmavertheilung ist, wie fixirte Drüsen lehren, genau dieselbe (Fig. 6, 7). Die eingesenkte, scheibenförmige Stielzelle (Goebel's Mittelzelle) besitzt sehr stark cutinisirte Seitenwände, wie wir dies so häufig bei köpfchen- und schuppenförmigen Hydathoden beobachtet haben. Auch die scheibenförmige Stielzelle der sitzenden Drüsen der Oberseite ist mit stark cutinisirter Seitenwand versehen, so dass die Ähnlichkeit sich auch auf diesen sehr charakteristischen Punkt erstreckt. Endlich sind auch die Fusszellen vollkommen gleich gebaut.

Nach Goebel sollen auch die geschilderten Drüsenhaare der Unterseite Schleim absondern. Ich kann diese Angabe nicht bestätigen. Die Blattunterseiten sind zwar sehr häufig, namentlich des Morgens, stark benetzt, doch zeigt diese Flüssigkeit keine Spur von schleimiger Beschaffenheit. Da sich nicht sicher angeben lässt, ob diese Wassertröpfchen Thau oder ausgeschiedenes Wasser sind, so führte ich mit einem ausgewachsenen, gut entwickelten Blatte einen Druckversuch aus. Der untere Theil des Blattes wurde in einen halbirten Korkpfropf geklemmt, wobei die Mittelrippe in eine entsprechend ausgeschnittene Rinne zu liegen kam. Mit Klebwachs wurde sodann ein wasserdichter Verschluss hergestellt. Im Übrigen wurde dann der Versuch in gewohnter Weise (vergl. die erste Abhandlung) durchgeführt. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 17 *cm*. Nach 12 Stunden erschienen auf der Blattunterseite kleine Wassertröpfchen, auf der Blattoberseite wurden die Schleimtropfen der gestielten Drüsenhaare etwas grösser, dazwischen wurde aber kein Wasser ausgeschieden. Der von dem gesteigerten hydrostatischen Druck im Wasserleitungssystem ausgeübte Reiz veranlasst demnach nur die Hydathoden der Unterseite zur Secretion, von den sitzenden Drüsen der Oberseite wird er nicht percipirt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Dass die Drüsenhaare der Blattunterseite auch Wasser absorbiren, geht aus den angestellten Wasseraufsaugungsversuchen, combinirt mit Lebendfärbung hervor. Abgeschnittene Blätter welken sehr rasch, erholen sich aber, wenn die Blattunterseite benetzt wird, bald wieder und werden vollkommen turgescent. So wog z. B. ein frisches Blatt 0·11 *g*. Nach $^3/_4$ stündigem Welken betrug sein Gewicht nur noch 0·092 *g*. Nun wurde die Unterseite in der Weise benetzt, dass die Wasseraufnahme mittelst der Schnittfläche ausgeschlossen war. Nach einer halben Stunde war das Blatt wieder ganz turgescent geworden. Sein Gewicht betrug jetzt 0·108 *g*, was einer Wasseraufnahme von 14% des Frischgewichtes entspricht. Noch rascher erfolgt aber die Wasseraufnahme welker Blätter, wenn bloss die Oberseite benetzt wird. Die Digestionsdrüsen fungiren eben auch noch als wasserabsorbirende Organe und da sie zahlreicher und grösser sind als die Hydathoden der Blattunterseite, so erscheint es ganz begreiflich, dass die Wasseraufsaugung seitens der Blattoberseite rascher vor sich geht.

Lebendfärbungsversuche mit 0·0005%iger Methylenblaulösung ergaben schon nach wenigen Stunden ein positives Resultat. Nach 12 Stunden sind in den Drüsenköpfchen der Hydathoden sowohl wie der Digestionsdrüsen (und zwar der sitzenden, wie der gestielten Drüsenhaare) intensiv blaugefärbte kugelige Blasen zu beobachten, und zwar in der Regel in jeder Zelle eine grosse und ziemlich zahlreiche bedeutend kleinere Bläschen. Die Epidermis- und Spaltöffnungszellen bleiben vollkommen farblos. Ein näheres Eingehen auf den Vorgang der Farbstoffspeicherung lag nicht im Plane der vorliegenden Untersuchung.

Die noch nicht insectivoren Vorfahren von *Pinguicula* haben demnach höchst wahrscheinlich auf beiden Blattseiten wasserausscheidende und -aufsaugende Drüsenhaare von ungefähr jenem Bau besessen, welchen die Hydathoden der Blattunterseite von *Pinguicula* noch heute aufweisen. Die Drüsenhaare der Blattoberseite mögen dabei sehr bald ein etwas schleimiges Secret ausgeschieden haben, und zwar zu dem bereits von Goebel angedeuteten Zwecke: um das ausgeschiedene Wasser festzuhalten, vielleicht auch langsamer verdampfen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zu lassen und so eventuell wieder absorbiren zu können. Damit war die Möglichkeit des zunächst rein zufälligen Insectenfanges gegeben, und nun entwickelten sich die Hydathoden der Blattoberseite zur vollständigeren Ausnützung des mit dem Insectenfange verbundenen Vortheils zu Digestionsdrüsen weiter, wobei dann auch die bereits oben angedeutete Arbeitstheilung zwischen sitzenden und gestielten Drüsenhaaren sich einstellte.

Bei den *Nepenthes*-Arten kommen auf Ober- und Unterseite des spreitenförmigen, assimilirenden Blattgrundes, ferner auch auf dem rankenförmigen Theile des Blattes und auf der Aussenseite der Kanne braune Schuppenhaare vor, welche man ihrem Bau nach ohneweiters als Hydathoden bezeichnen möchte. Die Schuppe selbst ist mehr oder minder regelmässig sternförmig gelappt und besteht bei *N. destillatoria* in der Regel aus acht Zellen (Taf. IV, Fig. 11). Bei *N. gracilis* kommt es bloss zur Quadrantentheilung, so dass die Schuppe Kreuzform annimmt (Fig. 12). Auffallend ist, dass dieser Theil des Haares schon sehr frühzeitig abstirbt und eine lebhaft braune Farbe zeigt. Das in einer trichterförmigen Einsenkung sitzende Schuppenhaar geht nach unten zu allmälig in einen aus mehreren Zelletagen bestehenden Stiel über (Fig. 10). Die oberste, an die abgestorbene braune Schuppe grenzende Etage zeigt gewöhnlich noch Quadrantentheilung, die zwei unteren Etagen sind bei *N. destillatoria* einzellig, scheibenförmig. Sämmtliche Zellen des Stieles besitzen stark ausgebildete, lebende Plasmakörper. Auch die grosse, blasige Fusszelle ist sehr plasmareich und weist einen ziemlich grossen Zellkern auf. Besonders auffallend ist die starke Verdickung und Cutinisirung des Randes der Scheidewand zwischen Stiel und Fusszelle, eine bei Trichom-Hydathoden so häufig zu beobachtende Erscheinung.

In dem Falle, als die geschilderten Schuppenhaare thatsächlich als Hydathoden fungiren sollten, könnten natürlich nur die plasmareichen, lebenden Zellen des Stieles und eventuell die Fusszelle als wasserausscheidende und -absorbirende Elemente in Betracht kommen Die schon sehr frühzeitig absterbende Schuppe dagegen könnte höchstens die Bedeutung einer Schutzdecke besitzen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wenn ich im Vorstehenden die Frage, ob die Schuppenhaare des spreitenförmigen Blattgrundes von *Nepenthes* als Hydathoden fungiren, offen liess, so geschah dies in Hinblick darauf, dass meine diesbezüglichen Beobachtungen und Experimente einander widersprechen. Im Buitenzorger Garten habe ich wiederholt am frühen Morgen auf den Oberseiten der »Blattspreiten« reichliche Tropfenausscheidung beobachtet, und zwar hauptsächlich bei solchen Blättern, deren Kannen noch nicht entwickelt waren. So zeigte z. B. ein Spross von *N. gracilis* um $^1/_2$7 Uhr Früh nachstehendes Verhalten: das jüngste Blatt, noch unausgewachsen und halb gefaltet, war ganz trocken. Die Spreite des nächsten, vollkommen ausgewachsenen Blattes mit erst 2 *cm* langer Kanne war oberseits reich betropft. Das dritte Blatt mit ausgewachsener, reichlich Flüssigkeit enthaltender Kanne war oberseits ganz trocken. Das vierte Blatt, dessen Kanne zahlreiche Insectenleichen aber nur wenig Flüssigkeit enthielt, war oberseits schwach betropft. — Aus diesem Verhalten schien also hervorzugehen, dass die Schuppenhaare der Spreiten Wasser secerniren, solange die »Digestionsdrüsen« der Kannen noch unthätig sind und keine Flüssigkeit ausscheiden. Druckversuche habe ich leider in Buitenzorg nicht angestellt. Die im Grazer botanischen Institut und im Gewächshause angestellten Versuche ergaben aber ein negatives Resultat. Zu den Versuchen wurden sowohl einzelne Blätter wie auch ganze Sprosse von *Nepenthes destillatoria* und *gracilis* verwendet. Die Höhe der Quecksilbersäule betrug 17—22 *cm*. An älteren wie jüngeren Blättern blieben die Spreitentheile selbst nach 24 Stunden beiderseits vollkommen trocken, dafür trat eine mehr oder minder starke, gleichmässige, oder längs der Mittelrippe ausgesprochenere Injection der Intercellularen mit Wasser ein. Dieses Ergebniss steht also mit meinen Beobachtungen im Buitenzorger Garten in Widerspruch. Worauf derselbe beruht, vermag ich nicht anzugeben. Vielleicht sind die Schuppenhaare unserer Gewächshausexemplare functionsunfähig, was mit Rücksicht auf die Empfindlichkeit der *Nepenthes*-Pflanzen, welche bei der Cultur in unseren Gewächshäusern auch in morphologischer Hinsicht manche Anomalien zeigen, nicht ganz unwahrscheinlich ist. Auch an die Möglichkeit ist zu denken, dass die Schuppen-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

haare in Folge des Wundreizes und überhaupt der anomalen Verhältnisse, die durch die Versuchsanstellung gegeben sind, ihren Dienst versagen. Nach meinen Erfahrungen gehören die Hydathoden überhaupt zu den empfindlichsten Organen des Blattes, welche schädlichen Einflüssen gegenüber am frühesten ihre Thätigkeit einstellen.

Ein etwas günstigeres Resultat ergaben die im Grazer botanischen Institut angestellten Wasseraufsaugungsversuche. Ein noch junges, aber ausgewachsenes Blatt von *N. gracilis* mit unentwickelter Kanne wog frisch $2 \cdot 985 g$, nach $1^1/_2$ stündigem Welken $2 \cdot 635 g$. Mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht betrug sein Gewicht nach 5 Stunden $2 \cdot 73 g$, was einer Gewichtszunahme von $3 \cdot 2\%$ entspricht; das Blatt war noch ziemlich welk. Nach 21 Stunden wog es $2 \cdot 905 g$; Gewichtszunahme 9%. Es war nun wieder ganz turgescent geworden. Geringer war die Wasseraufnahme welker Blätter von *N. destillatoria*. — Bei einem in Buitenzorg angestellten Versuche mit wässeriger Eosinlösung waren die Drüsenschuppen von *N. destillatoria* sammt den Stielen nach einer Viertelstunde roth, die Fusszellen blassroth gefärbt. Lebendfärbungsversuche mit $0 \cdot 0005\%$ iger Methylenblaulösung (in Graz angestellt) ergaben nach 24 Stunden eine intensive Blaufärbung der sehr gerbstoffreichen abgestorbenen Schuppe, während der lebende Stiel und die Fusszelle erst nach 2 Tagen eine blassblaue Färbung erkennen liessen. Bei vielen Drüsen blieben Stiel und Fuss ganz ungefärbt.

Aus all dem Mitgetheilten ergibt sich, dass die auf den Blattspreiten von *Nepenthes* vorkommenden Schuppenhaare zwar den anatomischen Bau von Hydathoden besitzen, dass aber ihre wasserausscheidende Function ungewiss, ihre wasseraufsaugende Thätigkeit nicht eben energisch ist. Es scheinen hier also in physiologischer Rückbildung begriffene Organe vorzuliegen. Andererseits dürfte die phylogenetische Verwandtschaft der Digestionsdrüsen der Kannen mit den geschilderten Schuppenhaaren der Spreiten aus morphologischen wie physiologischen Gründen nicht zu bezweifeln sein. Wir können uns also von der Entwickelung der *Nepenthes*-Arten als insectivorer Pflanzen das folgende, allerdings nur hypothetische Bild ent-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

werfen. Bei den noch kannenlosen Vorfahren von *Nepenthes* traten auf den Blättern typische Hydathoden auf, welche ungefähr jenen Bau besessen haben dürften, welchen die Schuppenhaare der Blattspreiten von *Nepenthes* noch heute besitzen. Nun wurden, wie bereits Goebel angedeutet hat, zum Zwecke der Aufsammlung und späteren Absorption des ausgeschiedenen Wassers die Kannen ausgebildet. Natürlich war es jetzt vortheilhaft, dass die Hydathoden an den Innenseiten der Kannen eine gesteigerte Ausbildung erfuhren, während jene des spreitenförmigen Blattheiles der physiologischen Rückbildung anheimfielen. Aus den Vortheilen des zuerst zufälligen Insectenfanges ergaben sich dann secundär alle jene speciellen Anpassungen, welche die *Nepenthes*-Arten zu so interessanten insectivoren Pflanzen machen.

Dass auch die extranuptialen Nectarien in vielleicht zahlreichen Fällen von Hydathoden abstammen, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Ich habe dabei zunächst bloss jene Nectarien im Auge, welche aus Gruppen von drüsigen Keulen- und Schuppenhaaren bestehen, die eine zuckerhältige Flüssigkeit ausscheiden. Die bereits im I. Theile dieser Abhandlung mitgetheilte Thatsache, dass der Zellinhalt der auf den Blattnerven von *Phaseolus multiflorus* sitzenden, wasserausscheidenden Keulenhaare die Zuckerreaction zeigt, sodann auch der Umstand, dass diese Haare besonders reichlich an den Stipellen und Nebenblättern auftreten, veranlasste mich, die Beziehungen der extranuptialen Nectarien verschiedener *Vicia*-Arten zu den in Rede stehenden Hydathoden genauer ins Auge zu fassen. Bei *Vicia sepium* (u. A.) tritt bekanntlich[1] auf der Unterseite jedes Nebenblattes ein Nectarium auf, welches aus dicht nebeneinander stehenden Keulenhaaren besteht; dazwischen befinden sich einzelne 3—6 mal so lange, in eine dünne Spitze auslaufende Haare. Jedes Keulenhaar weist eine Fusszelle, eine kurze Stielzelle und zwei Etagen von Drüsenzellen auf; jede Etage besteht in der Regel aus einem Zellenpaare. Die Drüsenzellen enthalten einen stark ausgebildeten Plasmakörper und, wie schon de Bary angibt, »stark lichtbrechende, dichte, kugelige Anhäufungen

[1] Vergl. de Bary, Vergl. Anatomie, S. 101.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und Körner bildende Körper« nebst farblosem Zellsaft. Die stark lichtbrechenden Anhäufungen sind, wie die Reaction mit Kaliumbichromat und mit Eisensulfat, ferner die Lebendfärbung mit Methylenblau ergibt, nichts anderes als Gerbstoffballen.

Ganz ähnlich gebaute Keulenhaare treten nun auch ziemlich reichlich auf den Oberseiten der Fiederblättchen auf, besonders über den Leitbündeln; oft sind sie einander paarweise genähert. Den Unterseiten der Blättchen fehlen sie. Ihr Stiel ist, wie bei den Keulenhaaren der Feuerbohne gekrümmt. Der Inhalt des aus zwei Zellenpaaren bestehenden Drüsenkopfes stimmt, soweit die mikroskopische Untersuchung der lebenden Haare lehrt, vollkommen mit dem der Nectarienhaare überein. Auch hier finden wir wieder jene stark lichtbrechenden Anhäufungen vor, welche den oben erwähnten Reactionen zu Folge aus Gerbstoff bestehen. Bei der Kupferreaction (nach Arth. Meyer) tritt in den Keulenhaaren der Fiederblättchen keine Abscheidung von Kupferoxydul ein, während die Nectariumdrüsenhaare im durchfallenden Licht ganz schwarzbraun erscheinen.

Da kein Zweifel darüber bestehen kann, dass die drüsigen Keulenhaare der Fiederblättchen und jene der Nectarien an den Nebenblättern morphologisch ganz gleichwerthige Gebilde sind, so bleibt jetzt nur noch der Nachweis übrig, dass die Keulenhaare der Fiederblättchen als Hydathoden fungiren. Ein Druckversuch mit einem mehrblättrigen Spross (Höhe der Quecksilbersäule 18 *cm*) ergab nachstehendes Resultat. Nach zwei Stunden zeigten die Spitzen der Fiederblättchen ausgewachsener Blätter beginnende Injection. Hier trat auch oberseits, wo sich eine Anzahl von Wasserspalten befindet, je ein ziemlich grosser Wassertropfen aus. Sonst waren die Blattfiedern beiderseits trocken. Auch die Nectarien der jüngeren Nebenblätter hatten bereits grosse Flüssigkeitstropfen secernirt. Nach 24 Stunden zeigten die älteren ausgewachsenen Blätter keine Veränderung. Die Wasserausscheidung an den Spitzen der Fiederblättchen dauerte fort. An den jüngeren Blättern war die Injection der Intercellularen weiter vorgeschritten. Nun traten auch unterseits an einzelnen Stellen Tropfen aus. Oberseits sah man zahlreiche winzig kleine Tröpfchen, die zweifelsohne von den Keulenhaaren secernirt wurden. Die halb gefalteten Fieder-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

blättchen noch unausgewachsener Blätter waren oberseits, namentlich über den Leitbündeln, ganz benetzt.

Die Keulenhaare der jungen, noch unausgewachsenen Fiederblättchen fungiren demnach als Wasserdrüsen. Bald aber treten sie ihre Aufgabe an die Wasserspalten der Blättchenspitzen ab, durch welche auch noch an älteren Blättern Wasser austritt.

Welke Blätter von *Vicia sepium* erlangen, mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht, sehr bald ihre normale Turgescenz wieder. Ein frisches Blatt, welches 0·182 *g* wog, besass nach einstündigem Welken ein Gewicht von 0·152 *g*. Unter Wasser getaucht wog es nach 7 Stunden 0·205 *g*, was einer Gewichtszunahme von 29% entspricht. Dass die Wasseraufnahme durch die Keulenhaare erfolgt, geht auch aus den Lebendfärbungsversuchen mit 0·0005%iger Methylenblaulösung hervor. Nach 6 Stunden sind die Gerbstoffballen der Keulenhaare schwach, nach 24 Stunden ziemlich intensiv blau gefärbt, während die Epidermiszellen, obgleich auch sie ziemlich gerbstoffhältig sind, vollkommen farblos bleiben. — Auch die Drüsenhaare der Nectarien zeigen Lebendfärbung, allerdings in etwas weniger intensivem Maasse, als die der Laubblätter.

Die Keulenhaare der Fiederblättchen von *Vicia* sind also wie jene von *Phaseolus multiflorus* sowohl wasserausscheidende wie aufsaugende Organe. Die letztere Function bleibt weit länger erhalten, als die erstere.

Die phylogenetische Entwickelung der extranuptialen Nectarien der *Vicia*-Arten ist demnach zweifelsohne die gewesen, dass an den Nebenblättern zuerst, sowie bei *Phaseolus multiflorus*, in grösserer Anzahl wasserausscheidende Drüsenhaare aufgetreten sind. Die secernirte Flüssigkeit, welche anfänglich bloss ganz geringe Zuckermengen enthielt, wurde von Ameisen aufgesucht und der damit für die Pflanze verbundene Vortheil hatte die Weiterbildung der Hydathoden zu Nectarium-Drüsenhaaren im Gefolge. Der anatomische Bau der Drüsenhaare erfuhr dabei keine nennenswerthe Veränderung, wohl aber veränderte sich die Zusammensetzung der ausgeschiedenen Flüssigkeit und die Vorbedingung für den Eintritt der Ausscheidung. Diese Vorbedingung besteht für die Hydathoden in einer gewissen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Steigerung des hydrostatischen Druckes im Wasserleitungssystem. Bei den Nectarien begünstigt und vermehrt zwar eine solche Steigerung die Nectarabsonderung, sie ist aber keine nothwendige Vorbedingung mehr, da auch an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossen von *Vicia sepium* und *V. faba* die Nectarien der jüngeren Nebenblätter ziemlich reichlich secerniren. Natürlich war es für die biologische Aufgabe der Nectarien nur von Vortheil, dass sich ihre Drüsenhaare in ihrer Function von dem durch die Drucksteigerung im Wasserleitungssystem gebotenen Reize unabhängig gemacht haben.[1]

In wie weit sich andere Bautypen der extranuptialen Nectarien von entsprechend anderen Bautypen der Hydathoden ableiten lassen, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.

IV. Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

Überblicken wir die im I. und II. Theile dieser Abhandlung beschriebenen Typen im Bau der Hydathoden, so ergibt sich folgende Übersicht:

I. Hydathoden ohne directen Anschluss an das Wasserleitungssystem.
   1. Einzellige Hydathoden: Umgewandelte Epidermiszellen (*Gonocaryum pyriforme*, *Anamirta Cocculus*).
   2. Mehrzellige Hydathoden: Trichome; gewöhnliche Haare, Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare *(Ma-*

[1] Ich lasse es dahingestellt, ob die Unabhängigkeit der Function der Nectarien vom Wurzel- und überhaupt vom Blutungsdruck in der Weise erzielt worden ist, dass, wie Wilson (The cause of the excretion of water on the surface of nectaries, Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, I. Bd., p. 1 ff) für die Nectarien von *Fritillaria* und *Prunus laurocerasus* nachgewiesen hat, die Secretion auf osmotischer Saugung von ausgeschiedenem Zucker beruht. Als ich von einigen jüngeren Nectarien von *Vicia sepium* die Nectartropfen mittelst Filterpapier entfernte, war am nächsten Tage neuerlich Nectarausscheidung zu beobachten. Auch durch Auswaschen der Nectarien mit Wasser konnte die Secretion nicht sistirt werden; nach zwei Tagen waren neuerdings kleine Nectartropfen über den ausgewaschenen Nectarien zu beobachten. Das Auswaschen muss allerdings in der schonendsten Weise geschehen, um die zarten Drüsenhaare nicht zu verletzen. — Jedenfalls findet also wiederholte Zuckerausscheidung statt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

chaerium oblongifolium, *Phaseolus multiflorus*, Piperaceen, *Bignonia brasiliensis*, *Spathodea campanulata*, *Artocarpus)*.

II. Hydathoden mit directem Anschlusse an das Wasserleitungssystem.

1. Hydathoden ohne Wasserspalten (Farn-Typus).
2. Hydathoden mit Wasserspalten.
   a) Hydathoden mit Epithemen.
      α. Die Secretion beruht auf activer Wasserauspressung seitens des Epithemgewebes (*Conocephalus ovatus*, *Ficus* sp.).
      β. Die Secretion beruht auf Druckfiltration; das Epithemgewebe ist an der Wasserauscheidung nicht direct betheiligt *(Fuchsia)*.
   b) Hydathoden ohne Epitheme. Die Secretion beruht auf Druckfiltration *(Vicia sepium*, *Secale cereale)*.

In anatomischer Beziehung sind alle Hydathoden welche activ Wasser auspressen, durch einen mehr oder minder auffallenden Plasmareichthum und durch relativ grosse Zellkerne ausgezeichnet; sie schliessen sich in dieser Hinsicht an andere drüsige Organe des Pflanzenkörpers an. Die epidermalen Hydathoden sind entweder dauernd oder wenigstens in ihren ersten Entwicklungsstadien von einer Cuticula überzogen. Dieselbe wird in einigen Fällen schon frühzeitig resorbirt, die darunter befindlichen Celluloseschichten verschleimen; es entstehen eigens gebaute, von engen Canälen durchzogene Ausflussstellen, wie bei *Gouocaryum pyriforme* und *Anamirta Cocculus*. In anderen Fällen, wie bei verschiedenen Piperaceen, wird die Cuticula durch ein schleimiges Membransecret abgehoben und gesprengt. Das austretende Wasser hat dann bloss die innerste, nicht verschleimende Zellhautschicht zu passiren. In der Mehrzahl der Fälle, bei den meisten Trichom-Hydathoden, sowie den »Wassergrübchen« der Farnblätter überzieht die Cuticula dauernd die wasserausscheidenden Zellen. Nur in einem Falle, bei *Bignonia brasiliensis*, ist es mir gelungen ein in mikrochemischer Hinsicht abweichendes Verhalten der Cuticula über den Wasserdrüsen festzustellen. Daraus geht neuerdings die auch schon von anderen Forschern constatirte

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Thatsache hervor, dass die Cuticula nicht an allen Stellen für Wasser schwer permeabel ist.[1] Ob diese über den Hydathoden so bedeutende Durchlässigkeit der Cuticula auf einem abweichenden chemischen Verhalten beruht, oder auf besonderen Structureigenthümlichkeiten — etwa dem Vorhandensein von äusserst feinen Poren, welche sich der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit entziehen, — diese Frage lässt sich derzeit nicht beantworten.

Wenn wir nach anderen gemeinschaftlichen Zügen im anatomischen Bau der Hydathoden suchen, so kommen zunächst die Trichom-Hydathoden in Betracht. In der »Zusammenfassung« des I. Theiles dieser Abhandlung wurde bereits hervorgehoben, dass dieselben am häufigsten als kurzgestielte Köpfchenhaare erscheinen, die im einfachsten Falle bloss aus drei Zellen, der Köpfchen-, der Stiel-, und der Fusszelle bestehen. Das Köpfchen fungirt als eigentliches Wassersecretions-, beziehungsweise Absorptionsorgan. Die Stielzelle repräsentirt gewissermassen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten und fast immer ausgiebig cutinisirten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Aus- und Eintrittsöffnung für das Wasser stets gleich weit erhält. Bei *Artocarpus polyphemos* wurde beobachtet, dass wenn das Köpfchen abstirbt, dieser Ring enorm verdickt wird, so dass ein fast vollständiger Verschluss der Öffnung zu Stande kommt. Dieselbe mechanische Bedeutung kommt auch dem cutinisirten Cellulosering an der Einschürungsstelle der einzelligen Hydathoden von *Gonocaryum pyriforme* zu. Die oft verbreiterte Fusszelle endlich vermittelt den Anschluss an die benachbarte Epidermis und das darunterliegende Gewebe. Sie ist deshalb sehr dünnwandig, und häufig lässt sich beobachten, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen (namentlich Palissaden) den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organes zu gewinnen sucht. Der Fusszelle entspricht bei *Gonocaryum pyriforme* der unterste dünnwandige, blasenförmige Theil der einzelligen Hydathode, der hier zugleich als

[1] Vgl. Arthur Meyer und A. Dewévre, Über *Drosophyllum lusitanicum*; Bot. Centralblatt, LX. Bd. 1894. S. 36.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Druck- und Volumregulator des ganzen Apparates fungiren dürfte.

Eine dritte Kategorie der epidermalen Wasserausscheidungsorgane wird neben den einzelligen und den Trichom-Hydathoden von den »Wassergrübchen« der Farnblätter gebildet. Hier ist eine ganze Gruppe von Epidermiszellen in wasserausscheidende Drüsenzellen umgewandelt. So bilden diese Hydathoden ein Analogon zu den eng umschriebenen »Drüsenflecken« im Sinne de Bary's.[1]

Die mit Wasserspalten versehenen Hydathoden besitzen in den einfachsten Fällen noch kein Epithemgewebe. Die Tracheidenenden grenzen direct an das Intercellularsystem des Mesophylls, welches mit den »Athemhöhlen« unter den Wasserspalten communicirt. Wenn ein kleinzelliges Epithemgewebe ausgebildet wird, so kann dasselbe entwickelungsgeschichtlich der Hauptsache nach dem Bündelende selbst angehören, wobei die Epithemzellen als umgewandelte Hadromparenchymzellen zu betrachten sind; oder das Epithemgewebe ist hauptsächlich grundmeristematischen Ursprungs und als umgewandeltes Chlorophyllparenchym zu deuten. In ersterem Falle umschliesst in der Regel eine Parenchymscheide — die unmittelbare Fortsetzung der Leitparenchymscheide des Gefässbündels — den Epithemkörper; in letzterem Falle geht dieser ganz allmälig in das benachbarte Assimilationsgewebe über. Das meist kleinzellige Epithemgewebe zeichnet sich in den meisten Fällen, wie zuerst Volkens betont hat, durch den Besitz von engen Intercellularen aus, an welche bei *Fuchsia*, und wohl in allen Fällen, wo die Wasserausscheidung ein blosser Filtrationsprocess ist, direct die Tracheidenenden grenzen.

In physiologischer Hinsicht lassen sich zwei Hauptgruppen von Hydathoden unterscheiden, je nachdem die Wasserausscheidung auf einfacher Druckfiltration, oder auf activer Auspressung seitens der Hydathoden beruht. Im ersteren Falle wird die Betriebskraft, welche die Wasserausscheidung bewirkt, durch den Wurzeldruck und überhaupt den Blutungsdruck repräsentirt, welcher im Wurzelsystem, eventuell auch in den Stengeln und Zweigen erzeugt wird. Die Hydathoden

[1] Vgl. Anatomie S. 95, 96.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sind dann nichts anderes als die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes, an welchen das im Wasserleitungssystem unter einem bestimmten Druck stehende Wasser durch eine vis a tergo ausgepresst wird. Im zweiten Falle dagegen wird die zur Wasserausscheidung nöthige Betriebskraft von den drüsig gebauten Hydathodenzellen selbst geliefert, sie entwickeln selbst die Pumpkraft, welche Wasser nach aussen presst, während der im Wasserleitungssystem herrschende Blutungsdruck auf die Hydathoden blos als Reiz einwirkt, der sie veranlasst, einseitig Wasser hervorzupressen.

Die epidermalen Hydathoden sind sämmtlich derartige activ wirkende »Wasserdrüsen«. Bei den einzelligen Hydathoden von *Gonocaryum* und *Anamirta* weist schon der anatomische Bau dieser Organe unzweideutig darauf hin, dass das Wasser vom Plasmakörper der Hydathode nach aussen getrieben wird. Bei den Trichomhydathoden begegnet die Annahme einer einfachen Druckfiltration im obigen Sinne schon von vorneherein unüberwindlichen Schwierigkeiten. Man hätte hierbei anzunehmen, dass durch den im Wasserleitungssystem herrschenden Blutungsdruck das Wasser aus den Gefässen und Tracheiden in die Wände der angrenzenden Parenchymzellen getrieben, und in diesen bis in die Wände der Hydathoden weiter gepresst wird, wo es dann schliesslich nach aussen tritt. Durch die Zelllumina kann nämlich das Wasser desshalb unmöglich filtriren, weil der in den Zellen herrschende osmotische Druck die Grösse des in den Gefässen und Tracheiden herrschenden Blutungsdruckes sicherlich stets um ein Bedeutendes übertrifft. Ferner ist es aber auch sehr fraglich, ob der Blutungsdruck ausreichen würde, um die beträchtlichen Reibungswiderstände zu überwinden, welchen das in den Zellwänden fortgetriebene Wasser auf seinem verhältnissmässig langen Wege von den Wasserleitungsröhren bis zu den Aussenwänden der Hydathoden begegnen müsste. Das Wasser würde vielmehr gewiss auf nächstem Wege durch die Zellwandungen in die Intercellularräume des Blattes filtriren, was ja auch thatsächlich eintritt, wenn die Hydathoden vergiftet wurden. Das Ausbleiben der Wasserausscheidung nach Vergiftung der Hydathoden beweist nun unzweifelhaft, dass die Pumpkraft

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

welche das Wasser nach aussen presst, seitens der lebenden Protoplasmakörper dieser Organe entwickelt wird. Denn wenn die Hydathoden blos die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes wären, so könnte durch die Vergiftung dieser Widerstand nur verringert, nicht aber so sehr erhöht werden, dass die Druckfiltration unmöglich wäre. Das Wasser könnte jetzt nämlich direct durch die Lumina der getödteten Zellen filtriren. Überdies liegt nicht der geringste Anhaltspunkt für die Annahme vor, dass die Leitungsfähigkeit der Zellwände für Wasser durch die giftige Substanz herabgesetzt wird.

In sehr klarer Weise sprechen endlich bei dem dritten Typus der epidermalen Hydathoden, den Wassergrübchen der Farne, bereits die histologischen Verhältnisse gegen die Annahme einer einfachen Druckfiltration. Unter den plasmareichen epidermalen Drüsenzellen liegt bei *Polypodium aureum* u. a. direct die Endodermis des Bündelendes, dann folgt eine parenchymatische Scheide, welche unmittelbar an die Tracheiden grenzt. Würde nun das Wasser aus diesen durch die radialen Wände der darüber befindlichen drei Zelllagen nach aussen filtriren, so müsste dasselbe auch die radialen Wände der Endodermiszellen passiren. Diese sind hier aber genau so verkorkt wie an den Flanken und an der Unterseite des Bündels (Taf. IV, Fig. 1, 2). Man könnte nun einwenden, dass diese verkorkten Membranstreifen der Endodermis für Wasser ebenso durchlässig sein können wie die zarte Cuticula, welche die »Epidermis« des Wassergrübchens bedeckt. Dagegen ist aber geltend zu machen, dass die oberflächlich gelegenen Drüsenzellen eines cuticularen Schutzes bedürftig sind, während nicht recht einzusehen ist, warum die radialen Wände der Endodermiszellen unmittelbar unter der Drüsenzellschicht verkorkt sein müssen. Dem sei nun wie ihm wolle, das Ergebnis der Vergiftungsversuche macht auch hier allen Zweifeln ein Ende. Werden die epidermalen Drüsenzellen getödtet, so unterbleibt die Wasserausscheidung gänzlich.

In der grossen Gruppe der mit Wasserspalten und Epithemen versehenen Hydathoden beruht nach den bisherigen Untersuchungen blos bei den *Conocephalus*-Arten, bei *Ficus* sp. und wahrscheinlich auch bei anderen Moraceen und Urti-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

caceen die Wasserausscheidung auf activer Thätigkeit des Epithemgewebes, welches hier eine »innere Wasserdrüse« vorstellt. Bei *Fuchsia* dagegen, an welche sich zweifellos zahlreiche andere Pflanzen anschliessen, ist die Wasserausscheidung seitens der Hydathoden ein einfacher Filtrationsprocess. Das Wasser wird durch den im Wasserleitungssystem herrschenden Blutungsdruck direct in die Intercellularen des Epithemgewebes getrieben und filtrirt durch die Wasserspalten nach aussen. Das Epithemgewebe hat in diesen Fällen wahrscheinlich nur die Aufgabe, ein System von englumigen Intercellularen herzustellen, aus welchen das Wasser nicht so rasch durch Verdampfung entweichen kann. Bei *Fuchsia*, wo den Epithemen eine vom Wurzeldruck unabhängige, allerdings nur geringfügige Fähigkeit der Wassersecretion zukommt, hat dieselbe wahrscheinlich die Aufgabe, das Intercellularsystem der Epitheme behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten. Bei *Conocephalus* hat diese anfänglich nur unbedeutende und auf einen Nebenzweck abzielende Fähigkeit zu activer Wassersecretion eine solche Steigerung erfahren, dass sie allein es ist, durch welche nunmehr die Wasserausscheidung dieser Pflanzen zu Stande kommt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass künftige Untersuchungen verschiedene physiologische Übergangstypen zwischen dem *Fuchsia-* und dem *Conocephalus*-Typus aufdecken werden, bei welchen die Wasserausscheidung zum Theil noch auf einfacher Druckfiltration, zum Theile bereits auf activer Wasserauspressung seitens der Epitheme beruht.

Die einfachsten und zugleich unvollkommensten Hydathoden (wenn wir von Rissen in der Epidermis etc. absehen) sind dadurch gekennzeichnet, dass die Tracheidenenden direct an das Intercellularsystem des Blattparenchyms grenzen, in das nun das Wasser durch den Wurzeldruck hineingepresst wird, um schliesslich durch Wasserspalten nach aussen zu treten. Dieser Typus tritt an der Spitze des Scheidenblattes und der ersten Laubblätter verschiedener Graskeimlinge auf; auch die Fiederblattspitzen von *Vicia sepium* sind im Allgemeinen nach diesem Typus gebaut, obgleich sich hier schon ein rudimentäres Epithemgewebe zu differenziren beginnt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In activ thätigen Hydathoden wird das Wasser einseitig aus den Zellen hervorgepresst. Es liegen hier also in Bezug auf das Zustandekommen des Phänomens dieselben Möglichkeiten vor, wie bei der Entstehung des Blutungsdruckes.[1] Da die Hydathoden, wie es ihrer biologischen Bedeutung entspricht, nur dann functioniren, wenn der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem eine bestimmte Höhe erreicht hat, so muss angenommen werden, dass sie für diese Drucksteigerung empfindlich sind; dieselbe wird von den Hydathoden als Reiz percipirt, worauf dann die Wasserausscheidung erfolgt. Diese Annahme hat nichts Befremdendes an sich, wenn wir an die Schweissdrüsen des thierischen Organismus denken, deren Thätigkeit nur indirect vom Blutdruck abhängig ist, hingegen unter dem unmittelbaren Einfluss nervöser Erregung steht.

Wie wir im I. Theile dieser Abhandlung gesehen haben, sind bei verschiedenen Pflanzen die epidermalen Hydathoden im Stande, nach zu starker Transpiration von aussen (bei Regen- und Thaufall) dargebotenes Wasser in mehr oder minder reichlicher Menge aufzusaugen und dem übrigen Theil des Blattes zuzuführen. Durch das Sinken des Turgors im Blattparenchym wird eine osmotische Betriebskraft geschaffen, welche mit dem Welken der Blätter dem vollen Werthe der Turgorkraft gleichkommen kann.[2] Durch diese osmotische Saugkraft wird von aussen dargebotenes Wasser, wenn die Epidermis permeable Eintrittsstellen aufweist, gerade so eingesogen werden, wie es bei geringerer Transpiration dem gefüllten Wasserleitungssysteme entnommen wird. Die Hydathoden brauchen also in diesem Falle blos als leicht permeable Durchlassstellen zu fungiren, eine specifische Thätigkeit als wasserabsorbirende Organe haben sie dabei nicht unbedingt zu entfalten. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass in gewissen Fällen die Protoplasten der Hydathoden auch in Bezug auf die Wasseraufsaugung activ thätig sind und bei der Weiterbeförderung des absorbirten Wassers wie Pumpen wirken. Dies

[1] Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie; I. Bd. S. 171, ferner: Studien zur Energetik der Pflanze. Abhandlung der sächs. Gesellschaft der Wissenschaften: XVIII. Bd., S. 265 ff.

[2] Vgl. Pfeffer, Energetik, S. 260.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dürfte speciell für die ausschliesslich wasseraufsaugenden Haare zutreffend sein, mit welchen uns namentlich die schönen Untersuchungen A. F. W. Schimper's und Volkens' bekannt gemacht haben. Der auffallende Plasmareichthum bestimmter Zellen dieser Haare dürfte mit solcher Activität im Zusammenhang stehen.

Gehen wir jetzt zur biologischen Bedeutung der Hydathoden über, so liegt ihr Nutzen für die Pflanze auf der Hand. Sie sind wichtige Regulatoren des Wassergehaltes, respective Turgescenzzustandes der Blätter und überhaupt der ganzen Pflanze. Sie verhüten bei beträchtlicher Steigerung des Wurzel- und überhaupt des Blutungsdruckes die drohende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser, welche zwar nicht direct schädlich zu sein scheint, wohl aber aus leicht erklärlichen Gründen die Assimilation in hohem Grade beeinträchtigen muss. Wenn an jedem Morgen erst das in den Intercellularen des Chlorophyllparenchyms enthaltene Wasser verdampfen müsste, bevor der Assimilationsgaswechsel ungehindert von statten gehen könnte, so würde täglich ein ansehnlicher Bruchtheil der hellen Tagesstunden für die Assimilation so gut wie verloren gehen.

Auch noch in anderer Weise sind die Hydathoden für die gesammte Ernährungsthätigkeit der Pflanzen, welche in feuchten Klimaten zu Hause sind, förderlich. Meine ursprüngliche Vermuthung, dass die Hydathoden als Wasser activ herauspressende Organe die bedeutend verringerte, ja stundenlange ganz sistirte Transpiration in ihrer saugenden Wirkung ersetzen respective ergänzen, eine raschere Wasserströmung veranlassen und so eine schnellere Zufuhr der im Wasser gelösten Nährstoffe bewirken könnten, hat sich allerdings in dieser Fassung nicht bestätigt. Denn auch die activ thätigen Hydathoden beginnen erst dann zu functioniren, wenn in die trachealen Leitungsbahnen Wasser eingepresst wird und hier unter einem gewissen Druck steht. Die Hydathoden sind also für sich allein nicht im Stande eine den Transpirationsstrom ersetzende Wasserströmung zu erzielen, wohl aber ermöglichen sie durch die Ausscheidung des in die Blätter eingepressten Wassers eine Wasserströmung, für welche der Wurzel- respective Blutungs-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

druck die Betriebskraft abgibt. Ein grosser Theil der auf diese Weise mitgerissenen mineralischen Nährstoffe bleibt dabei offenbar in der Pflanze zurück, wie aus dem so geringen Aschengehalte der ausgeschiedenen Flüssigkeit hervorgeht. Die Hydathoden sind demnach nur indirect an dem Zustandekommen einer Wasserströmung durch die Pflanze bei aufgehobener Transpiration betheiligt, doch sind sie dabei ein wesentlicher Factor und mithin von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Ernährung.

Epidermale Hydathoden scheinen hauptsächlich bei Pflanzen, die in feuchtem Tropenklima zu Hause sind, vorzukommen. Da so empfindliche Organe bei oberflächlicher Lagerung leicht verschiedenartigen Schädigungen ausgesetzt sind, welche durch grosse Lufttrockenheit, raschen Temperaturwechsel etc. verursacht werden, so ist von vorneherein zu erwarten, dass diese Gruppe von Hydathoden bei unseren einheimischen Gewächsen nicht eben häufig zu finden sein wird. Am ehesten wird man sie bei Pflanzen feuchter Standorte erwarten dürfen. Unserem Klima sind die mit Wasserspalten versehenen Hydathoden am besten angepasst.

Bei verschiedenen Pflanzen sind die Hydathoden zu speciellen Leistungen herangezogen worden, oder sie haben sich in Organe von anderer Function umgewandelt. Ersteres ist z. B. der Fall bei den »Wasserkelchen« von *Spathodea campanulata,* wo die zahlreichen Hydathoden auf der Innenseite des sackartigen Kelches die Flüssigkeit aussondern, in welcher sich die Entwickelung der Blumen- und Geschlechtsblätter vollzieht. Ferner gehören hieher die kalkausscheidenden Hydathoden der Saxifragen und Plumbagineen. Ein wirklicher Functionswechsel ist dagegen eingetreten, wenn die Hydathoden zu Digestionsdrüsen wurden, wie z. B. bei *Pinguicula* und *Nepenthes*, oder wenn sie sich in extranuptiale Nektarien umwandelten, wie bei *Vicia.*

Das Schwergewicht dieser Abhandlung liegt in dem Nachweise, dass im Pflanzenreiche verschiedene Typen von wasserausscheidenden Organen vorkommen, welche das Wasser nicht auf dem Wege rein mechanischer Filtration durch sich hindurchtreten lassen, sondern die dasselbe vielmehr activ

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

auspressen und sich auf diese Weise als »Wasserdrüsen« kennzeichnen. Die Analogie dieser Organe mit gewissen Drüsen des thierischen Organismus, vor Allem den Schweissdrüsen, ist unverkennbar. Auch bei der Thätigkeit dieser Organe handelt es sich nicht um einen durch den Blutdruck verursachten Filtrationsprocess. »Das Schwitzen ist vielmehr eine echte Secretion, die Thätigkeit der Drüsenzellen eine directe Function nervöser Erregung.«[1] Auch mit der Function der Nieren besteht insoferne eine Analogie, als durch dieselben neben den specifischen Harnbestandtheilen auch Wasser ausgeschieden wird. Nach den Arbeiten Ludwig's und seiner Schüler schien sich diese Wasserabsonderung als ein durch den »Blutdruck hergestellter mechanischer Filtrationsvorgang zu charakterisiren.«[2] Dieser früher allgemein getheilten Auffassung gegenüber machte Heidenhain eine Reihe von Einwänden geltend und begründete seine eigene Auffassung von der Activität der am Aufbau der Niere betheiligten Secretzellen in ausführlicher Weise. Er formulirt seine Auffassung mit den Worten: »Wie in allen übrigen Drüsen, so beruht auch in der Niere die Absonderung auf einer activen Thätigkeit besonderer Secretionszellen. Als solche fungiren erstens die in einfacher Lage die Gefässschlingen des Malphighi'schen Knäuels überdeckenden Zellen, welche die Aufgabe haben, Wasser und diejenigen Salze des Harns abzusondern, welche überall im Organismus die Begleiter des Wassers sind.« (Diese Zellen sind also die Analoga der Secretzellen bei den activ thätigen Hydathoden). »Ein anderes System von Secretionszellen .... dient der Absonderung der specifischen Harnbestandtheile.«

Wir sehen also, dass auf dem Gebiete der Wasserausscheidung im Thier- und Pflanzenreiche in zahlreichen Fällen eine weitgehende physiologische Übereinstimmung herrscht.

---

[1] B. Luchsinger, Die Schweissabsonderung und einige verwandte Secretionen bei Thieren, im Handbuch der Physiologie von Hermann; V. Bd., I. Theil, Leipzig 1893, S. 421.

[2] R. Heidenhain, Handbuch der Physiologie der Absonderung und Aufsaugung, im Handbuch der Physiologie von Hermann; V. Bd., I. Theil S. 318 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

(Sämmtliche Figuren dieser Tafel beziehen sich auf *Conocephalus ovatus.*)

Fig. 1. Querschnitt durch eine Epithem-Hydathode mit Wasserspalten.
Fig. 2. Einige Zellen des Epithems.
Fig. 3. Wasserspalte von oben gesehen V. 830.
Fig. 4. Wasserspalten in der Querschnitts-Ansicht V. 830.
Fig. 5. Gruppe von Colleteren über einem Gefässbündel.
Fig. 6. Ausgebildete Adventiv-Hydathode über einem Gefässbündel.
Fig. 7. In Entwickelung begriffene Adventiv-Hydathode. Die Zellen der Leitparenchymscheiden wachsen zu Schläuchen aus. Diese und die vorhergehende Figur wurden nach Präparaten aus lebendem Material gezeichnet.
Fig. 8. Basaler Theil einer Adventiv-Hydathode Die Schläuche gehen aus Palissadenzellen hervor.
Fig. 9. Basaler Theil einer älteren Adventiv-Hydathode. Die Schläuche gehen aus Wassergewebs- und Palissadenzellen hervor. Beginn der Wundkorkbildung.
Fig. 10. Wassergewebsblase der Blattunterseite nach dem Absterben der Adventiv-Hydathoden.
Fig. 11. Beginn der Blasenentwicklung in der Nähe der Spaltöffnungen.
Fig. 12. Basale Partie einer grösseren Wassergewebsblase.

Tafel II.

(Mit Ausnahme von Fig. 1 beziehen sich sämmtliche Figuren auf *Fuchsia globosa.*)

Fig. 1. Querschnitt durch eine Epithem-Hydathode von *Ficus elastica* V. 140.
Fig. 2. Theil eines Längsschnittes durch einen Blattzahn von *Fuchsia globosa*. Assimilationsgewebe grau, Parenchymscheide mittelst × × markirt.
Fig. 3. Epithemzellen im Querschnitt. V. 600.
Fig. 4 und 5. Tracheidenenden im Epithemgewebe, an Intercellularen grenzend. V. 600.
Fig. 6. Tracheidenende, querdurchschnitten. V. 650.
Fig. 7 und 8. Eine spindel- und eine schlauchförmige Epithemzelle mit ihren Protoplasten.
Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch ein Gefässbündelende, wo dasselbe birnförmig anzuschwellen beginnt. Das Leptom ist bereits zu einem bandförmigen Streifen reducirt.
Fig. 10. Endigung des Leptoms im Blattzahn. *s* letzte Siebröhrenglieder, *g* Geleitzellen, *c* Cambiformzellen (?), darüber noch einige grosskernige Übergangszellen.
Fig. 11. Längsschnitt durch die Spitze eines ganz jungen Blattes; die Hydathode befindet sich noch im meristematischen Zustande.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch die Fiederblattspitze von *Vicia sepium* mit einer Wasserspalte. Chlorophyllgehalt schematisch angedeutet.

Fig. 2 und 3. Typische Wasserspalten an der Spitze des ersten Laubblattes einer Keimpflanze von *Secale cereale*. V. 560.

Fig. 4. Mittelform zwischen typischen Wasser- und Luftspalten derselben Pflanze. V. 510.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Wasserspalte der Laubblattspitze von *Secale cereale*. V. 400.

Fig. 6. Wasserspalten an der Spitze des Scheidenblattes von *Secale cereale*. V. 330.

Fig. 7. Querschnitt durch eine solche Wasserspalte. V. 1100.

Fig. 8. Querschnitt durch die Endigung eines lateralen Gefässbündels in der Laubblattspitze eines Keimlings von *Secale cereale*. Die grosse Speichertracheide *t* grenzt direct an Intercellularen. V. 580.

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch die Spitze des ersten Laubblattes eines Keimlings von *Triticum vulgare*. Die Speichertracheide *t* des Gefässbündelendes grenzt stellenweise direct an Intercellularen. V. 440.

Fig. 10. Wasserspalte an der Spitze des Scheidenblattes von *Zea Mais*.

Fig. 11. Mittelform zwischen typischer Wasser- und Luftspalte am Scheidenblatt von *Zea Mais*.

Fig. 12. Tracheidenenden in der Spitze des Scheidenblattes von *Zea Mais*; Querschnittsansicht.

Fig. 13. Desgleichen von *Avena sativa*. Die Tracheidenenden grenzen direct an Intercellularen.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch ein randständiges Bündelende des Laubblattes von *Polypodium aureum*. Die das Bündelende bedeckende epidermale Zelllage ist als wasserausscheidendes Drüsengewebe entwickelt. V. 280.

Fig. 2. Theil eines Längsschnittes durch ein solches Bündelende. Kerntinction mit Borax-Carmin. V. 280.

Fig. 3. Köpfchenförmige Hydathode der Blattunterseite von *Pinguicula vulgaris*.

Fig. 4. Sitzende Digestionsdrüse der Blattoberseite von *Pinguicula vulgaris*.

Fig. 5. Hydathode von *P. vulgaris*, im lebenden Zustande von oben gesehen.

Fig. 6 und 7. Einzelne Zellen der Hydathode von oben gesehen, nach Fixirung und Färbung mit Methylgrün-Essigsäure. Fig. 7 bei höherer Einstellung, so dass der Kern nicht sichtbar ist.

Fig. 8. Einzelne Zelle einer Digestionsdrüse von oben gesehen, nach Behandlung mit Methylgrün-Essigsäure.

Fig. 9. Einzelne Zelle einer gestielten Drüse der Blattoberseite von *P. vulgaris*; Ansicht und Behandlung wie vorhin.

Fig. 10. Schuppenhaar auf der Unterseite der Blattspreite von *Nepenthes destillatoria*.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

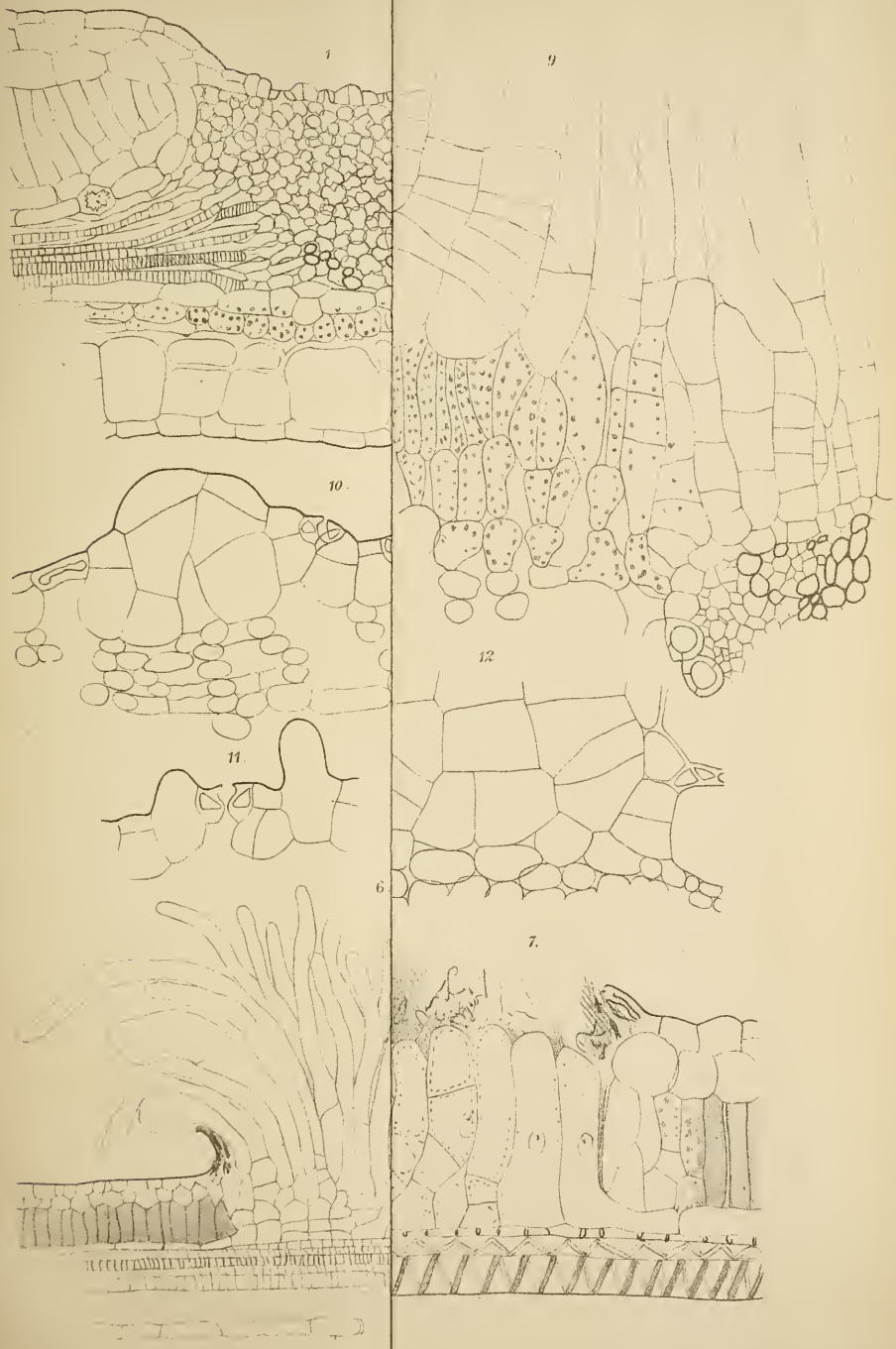
Fig. 11. Ein solches von oben gesehen.

Fig. 12. Sternförmiges Haar der Blattspreite von *Nepenthes gracilis* von oben gesehen.

Fig. 13. Längsschnitt durch einen Blattzahn von *Primula sinensis*. Das Epithem des Bündelendes mit Borax-Carmin tingirt.

Fig. 14. Theil eines Querschnittes durch ein Laubblatt von *Tropaeolum majus*, um den Übergang vom Assimilations- zum Epithemgewebe und die damit verbundene Grössenzunahme der Zellkerne zu zeigen. Färbung mit Borax-Carmin.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth, Wien

. 1895.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

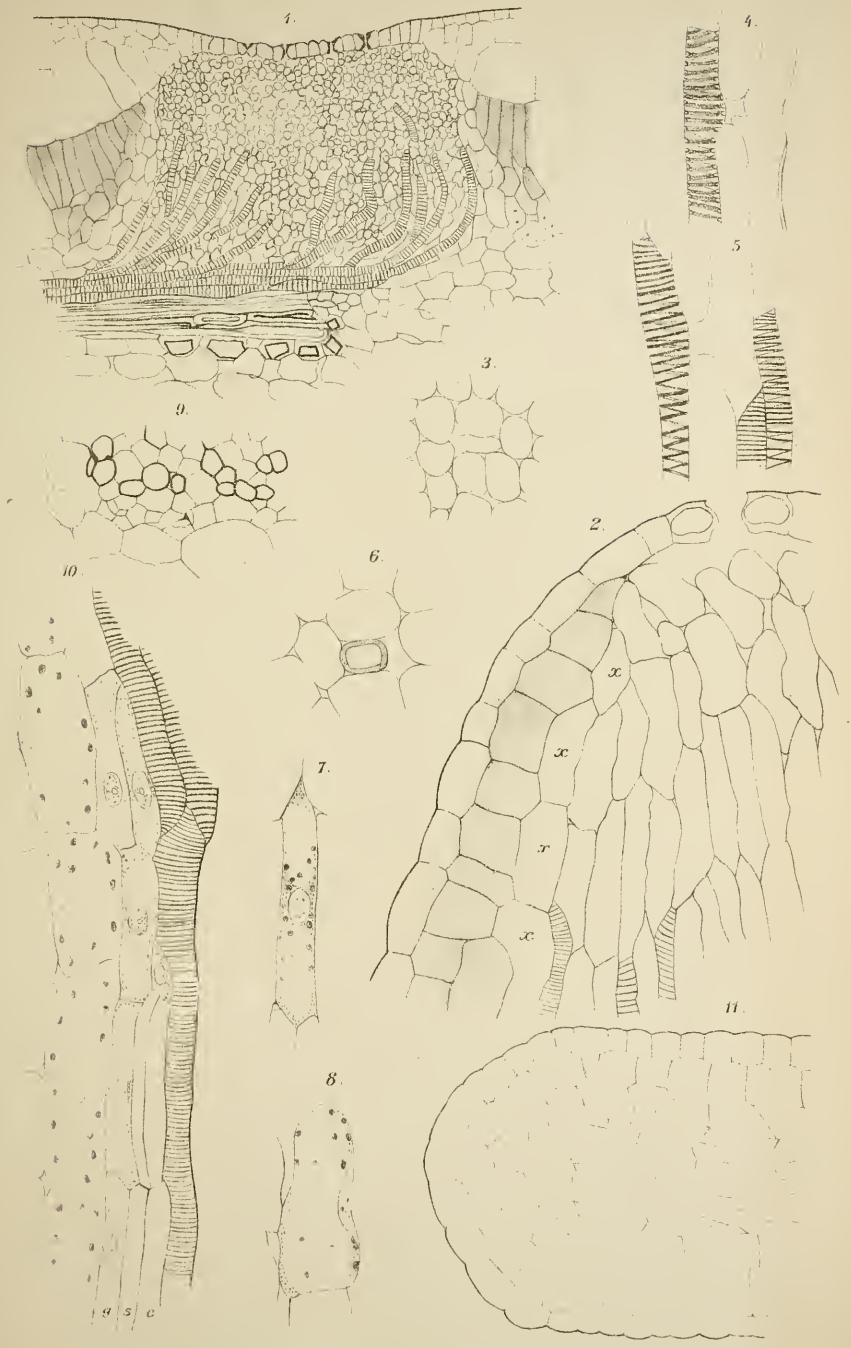
Digitized by the Harvard University. Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Autor del

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

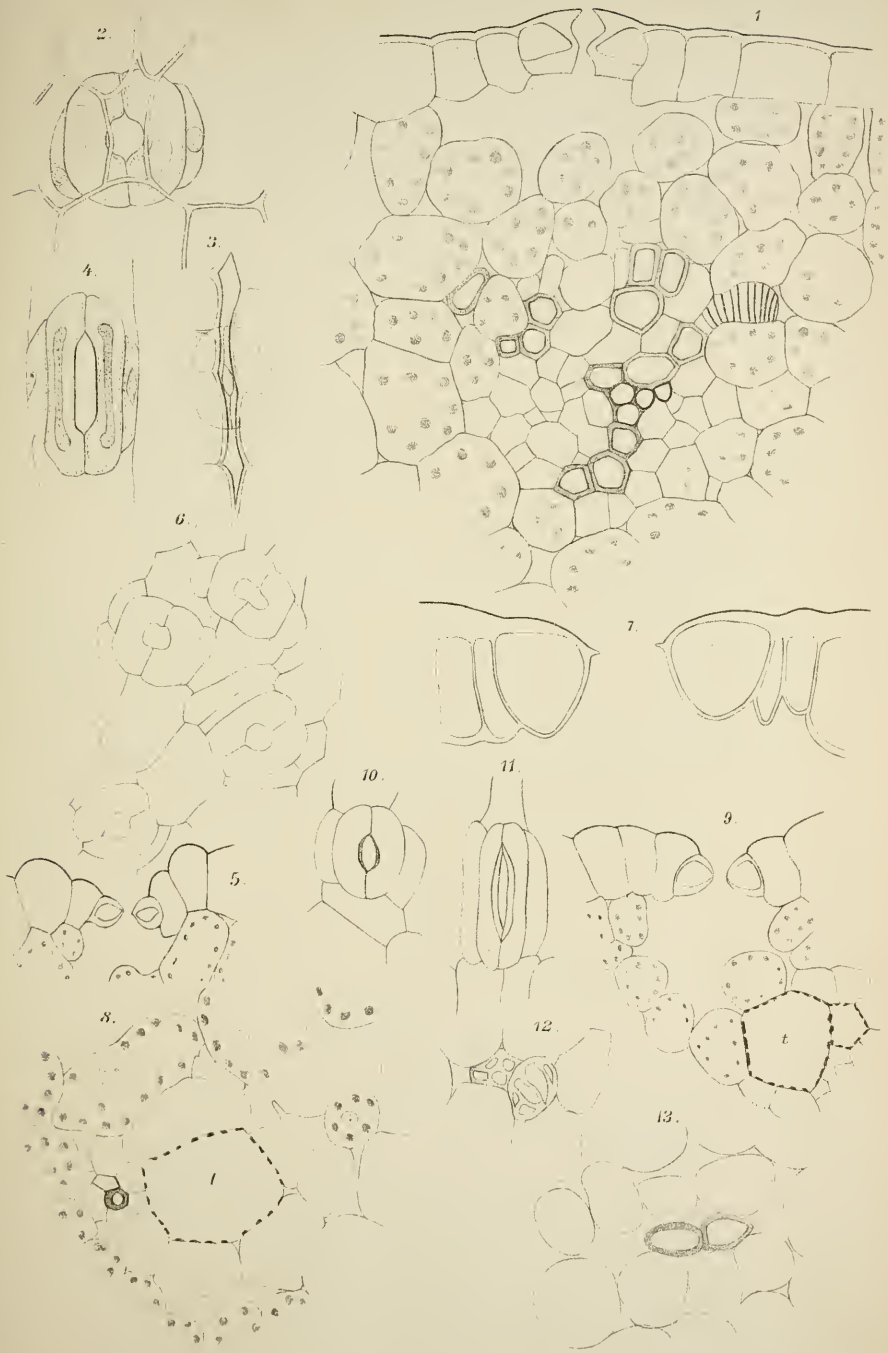


Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth, Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

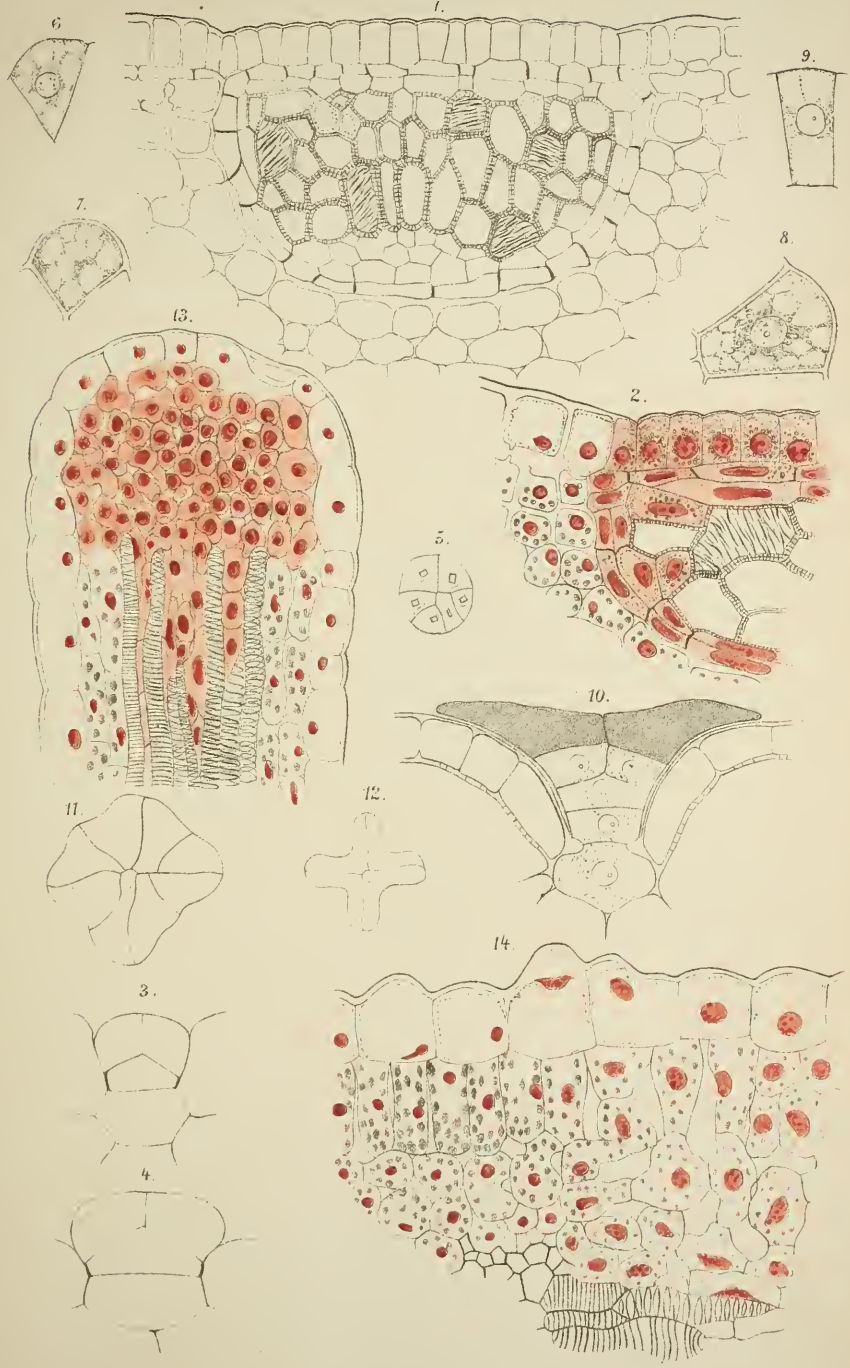


Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth, Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth, Wien